Beiträge zur Atmungsphysiologie und Atemmechanik der Anuren.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der

Martin Luther-Universität zu Halle

Vorgelegt von

Helmut Rehberg

aus Magdeburg.

Halle 1937.

Referent: Prof. Dr. Freiherr von Buddenbrock

Korreferent: Prof. Dr. Gerhardt.

Tag der mündlichen Prüfung: 16. Dezember 1936.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Buchdruckerei der Hallischen Nachrichten, Halle (Saale)

Meinen lieben Eltern in tiefer Dankbarkeit!

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Geschichtliche Übersicht 1

B. Eigene Untersuchungen 1

I. Physiologischer Teil 1

a) Untersuchungen über die Sauerstoffaufnahme bei Rana esculenta und bei Rana temporaria 6

b) Untersuchungen über die Sauerstoffaufnahme bei Rana esculenta und Rana temporaria, bei durchgetrennter Medulla oblongata 14

c) Abschließende Betrachtung 19

II. Anatomischer Teil 21

a) Verteilung der Kapillaren auf die einzelnen respiratorisch tätigen Gewebe 21

b) Bau der Mundhöhlenmuskulatur und des Zungenbeines . . 35

III. Kehloszillationen und Lungenatmungen 39

C. Schlußbetrachtung 47

D. Schrifttum 51

A. Geschichtliche Übersicht.

In der Arbeit „On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog" untersucht A. Krogh (44) die Zusammenhänge zwischen der Haut- und der Lungenatmung des Frosches. Zur gleichen Zeit behandelt auch Bohr (21) dasselbe Thema. Beide Autoren stellen die große respiratorische Bedeutung der Haut fest und legen das Verhältnis von Lungen- und Hautatmung auch zahlenmäßig dar. E. Babàk (10) untersucht die Kehl- und Lungenatmung bei Amphibien. Dolk und Posthma (31) greifen später das Thema der Haut- und Lungenatmung wieder auf und zeigen, daß die Lunge nur eine Art Zusatzarbeit leistet. Auch Chr. Bastert (15) kommt in ihrer Arbeit, welche den Sauerstoffverbrauch aus der Lunge des Frosches behandelt, zu dem Ergebnis, daß die Lunge respiratorisch nur das leistet, was durch einen meist kurzfristigen höheren Sauerstoffbedarf bedingt zusätzlich zu leisten ist.

Es läßt sich hiernach die Atmungsfunktion auf drei Gewebe — Haut, Mundhöhle und Lunge — verteilen. Das Verhältnis dieser drei Komponenten soll im folgenden klargelegt werden.

B. Eigene Untersuchungen.

I. Physiologischer Teil.

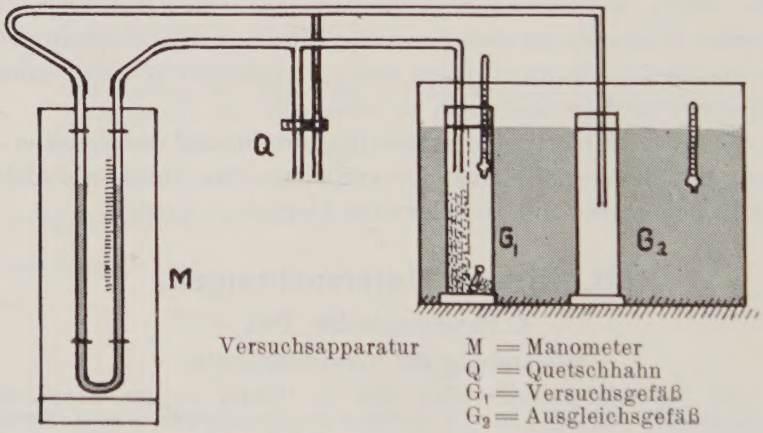
Beschreibung der Versuchsapparatur.

Die Versuchsapparatur lehnt sich im Prinzip an den Kroghschen Mikrorespirationsapparat an. Es wird also die eingeatmete Sauerstoffmenge gemessen. Ein engmaschiges Drahtgewebe wurde in den einen Glaszylinder (Inhalt 270 ccm) gestellt. Auf der einen Seite des Gefäßes wurde Natronkalk, der Kohlensäure begierig absorbiert, hineingetan; auf die andere Seite kam der Frosch, der so mit dem Natronkalk nie in Berührung kam. Rechnet man das Volumen des Natronkalkes und des Versuchstieres mit insgesamt 30 ccm von dem gesamten Raum ab, so bleibt für das Tier eine Luftmenge von 240 ccm zur Verfügung. Chr. Bastert sagt in ihrer Arbeit „Über die Regulierung des Sauerstoffverbrauches aus der Lunge der Frösche, im Hinblick auf ihr Tauchvermögen" auf Grund ihrer Versuche, daß ein 50 g schweres Tier in einer Viertelstunde 60—70 ccm Sauerstoff benötigt. Das entspricht einer Luftmenge von 1400 ccm pro Stunde. Daraus wird ersichtlich, daß bei den von mir vorgenommenen Versuchen den Tieren stets eine ausreichende Luftmenge und damit auch Sauerstoff zur Verfügung stand. Denn die Versuchsdauer betrug für den Einzelversuch fünf Minuten. Die Berechtigung zu

diesen verhältnismäßig kurzen Versuchszeiten gaben die Ergebnisse der Vorversuche (Seite 3).

Der Glaszylinder wurde mit einem Gummistopfen, durch den ein Glasrohr hindurch führte, verschlossen. An das Glasrohr schloß sich ein Gummischlauch an; dann kam ein T-förmiges Rohrstück aus Glas, das auf dem einen Ende mit einem Manometer in Verbindung stand, auf der anderen Seite wieder einen Gummischlauch trug. Ein anderer Glaszylinder (Inhalt 250 ccm) wurde leer in derselben Weise an den anderen Manometerschenkel angeschlossen. Beide Zylinder standen in einem Wasserbad. Mit der Außenwelt standen sie zunächst noch in Verbindung durch den freien Schenkel des T-Stückes. Mittels eines Quetschhahnes wurde diese Verbindung zu Beginn eines jeden Versuches geschlossen. Auf diese Weise wurde erreicht, daß die Anfangsverhältnisse in beiden Manometerschenkeln die gleichen waren.

Das Manometer bestand aus einem Glasrohr (innerer Durchmesser 1 mm), welches mit gefärbtem Spiritus gefüllt war. Das Rohr war auf einem Holzgestell aufmontiert, auf dessen Vorderseite ein Streifen Millimeterpapier befestigt war. Vor Versuchsbeginn wurde bei offenen Hähnen so lange gewartet, bis auf beiden Manometerschenkeln die gleichen Verhältnisse herrschten. Auf der „Froschseite" des ersten Zylinders befand sich stets ein mit Wasser getränkter Wattebausch, um eine gewisse Luftfeuchtigkeit zu gewährleisten.



Versuchsapparatur

M = Manometer
Q = Quetschhahn
G_1 = Versuchsgefäß
G_2 = Ausgleichsgefäß

Vorversuche.

Um die für jeden Einzelversuch notwendige Zeit festzustellen, wurden eine Reihe von Vorversuchen angestellt. Dabei ergab sich, daß eine Dauer von fünf Minuten für die einzelne Messung ausreicht. Das Manometer wurde nach 5, 10, 15 und 20 Minuten abgelesen. Erst nach 20 Minuten stellten sich kleine Abweichungen in der proportionalen Zunahme ein. Diese werden ihren Grund in dem geringer werdenden Sauerstoffgehalt der in dem Zylinder be-

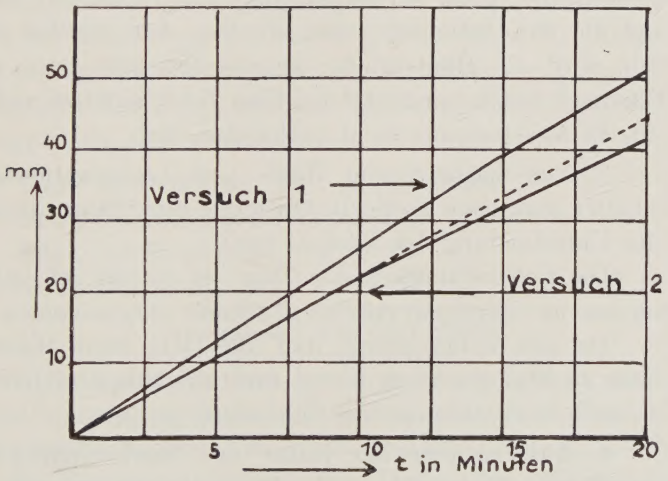
findlichen Luft haben. Bei den späteren Versuchen war der Zylinder stets nur fünf Minuten von der Außenwelt abgeschlossen, so daß dieser Punkt vernachlässigt werden konnte. Die Vorversuche wurden alle bei derselben Temperatur vorgenommen.

Protokoll vom 8. Juni 1933.

Anf.-Zeit	Endzeit	Tm	Anf.-Temp.	Endtemp.	Manometerstand
11.38	11.43	5	21°	21°	+ 13,0 mm
11.43	11.48	5	21°	21°	+ 26,0 mm
11.48	11.53	5	21°	21°	+ 39,0 mm
11.53	11.58	5	21°	21°	+ 51,5 mm

Der Glaszylinder wurde nun zwei Minuten geöffnet, dann wurde derselbe Versuch noch einmal angestellt.

Anf.-Zeit	Endzeit	Tm	Anf.-Temp.	Endtemp.	Manometerstand
12.00	12.05	5	21°	21°	+ 11,0 mm
12.05	12.10	5	21°	21°	+ 22,0 mm
12.10	12.15	5	21°	21°	+ 32,0 mm
12.15	12.20	5	21°	21°	+ 41,5 mm



CO_2 Abgabe

Versuchsmethoden zur Ausschaltung der verschiedenen Atmungsarten.

Vorausgeschickt sei, daß bei jedem Tier zuerst die gesamte Sauerstoffaufnahme bei verschiedenen Temperaturen gemessen wurde.

1. Ausschaltung der Lungen- und Rachenhöhlenatmung:
   a) Das Tier bekam eine kleine Äthernarkose, die für kürzere Zeit die Lungentätigkeit lahmlegte. Das Maul wurde mit einem Catgutfaden zugenäht und die Nasenlöcher mit Wachs verschlossen.
   b) Über den Kopf des Tieres wurde die Kuppe eines Fingers von einem Gummihandschuh gestülpt und mittels Catgut an die Haut angenäht. Feuchtigkeit und Schleim der Haut gewährleisten einen recht dichten Abschluß.

Die Versuchsergebnisse von Tieren, welche nach a) behandelt wurden, stimmen völlig überein mit den Ergebnissen von Tieren, welche nach b) behandelt wurden.

2. Ausschaltung der Hautatmung. Das Tier wurde auf den Rücken gelegt und die Bauchhaut wird aufgeschnitten (ohne Narkose, um die übrigen respiratorischen Gewebe nicht zu beeinflussen). Die Haut wird dann links und rechts zur Seite geklappt und die Art. cutanaeae bzw. die Ven. cut. werden unterbunden. Nun wird die Haut wieder zusammengenäht oder mittels einer Klammer zusammengehalten. Eine Kreislaufstockung tritt sicher ein, da Anastomosen nicht vorhanden sind.

3. Ausschaltung von Haut- und Lungenatmung: Zunächst schaltet man nach 2. die Hautatmung aus; dann nimmt man noch eine Unterbindung der Trachea vor.

Die Lebensfähigkeit der Tiere ist so nur sehr gering und es müssen die Versuche möglichst schnell vorgenommen werden.

Da sich herausstellte, daß die Tiere ohne Hautatmung nur etwa 24 Stunden noch lebten und allmählich erstickten, wurden sie nach Versuchsende mit Chloroform getötet.

4. Ausschaltung der Haut- und Rachenhöhlenatmung: Zunächst wird wieder die Ausschaltung der Hautatmung nach 2. vorgenommen; dann erfolgt die Unterbindung der linken und rechten Zweige der Art. maxillaris und mandibularis. Der Tod tritt meist nach zwei bis drei Stunden durch Ersticken ein.

Die nähere Fragestellung lautet: Wie hoch ist der gesamte Gasstoffwechsel bei Tieren verschiedener Größen und wie groß ist

die Leistungsfähigkeit der einzelnen respiratorisch tätigen Gewebe in Abhängigkeit von der Temperatur?

Es wurde für fast jedes Tier zuerst die Sauerstoffaufnahme durch sämtliche respiratorisch tätigen Gewebe gemessen. Dann wurde nach den oben beschriebenen Methoden nacheinander ausgeschaltet: zuerst Lunge und Rachenhöhle; dann wurde diese wieder freigegeben und die Haut wurde ausgeschaltet. Zum Schluß wurde außerdem abwechselnd bei einem Tier die Lunge, bei dem nächsten die Rachenhöhle ausgeschaltet. Auf diese Weise erhält man zwar nicht die Anteile, die im Normalfall — also bei gleichzeitiger Tätigkeit von Lunge, Rachenhöhle und Haut — auf die einzelne Gewebeart kommen, wohl aber die Maxima der Einzelleistungen; da in jedem Falle das Einzelgewebe den gesamten Ansprüchen genügen mußte.

Gemessen wurde von + 5° C bis 40° C, und zwar meist von 5° zu 5°. Die Versuchsergebnisse zeigen, daß das Tier stets genügend Zeit hatte, sich an die jeweilige Temperatur zu gewöhnen. Es wurde einmal bei steigender, das andere Mal bei fallender Temperatur gemessen, die Ergebnisse waren die gleichen.

Untersucht wurden junge und alte Tiere von Rana esculenta und Rana temporaria, und zwar:

Rana esculenta ad. . . .	27	Stück
Rana esculenta juv. . .	25	„
Rana temporaria ad. . .	23	„
Rana temporaria juv. . .	25	„
Im ganzen also	100	Stück

Wie schon Dolk und Posthma bei ihrer Arbeit fanden, spielt das Geschlecht keine große Rolle, und so folgte ich ihrem Beispiel und ließ es unberücksichtigt. Von hoher Bedeutung für den Stoffwechsel ist der Bewegungszustand des Tieres. Die Messungen wurden stets bei völligem Ruhezustand des Tieres gemacht. Wurde ein Tier unruhig, so wurde der Versuch abgebrochen und nach wieder eingetretener Ruhe wiederholt.

Die von mir gemessenen Werte für die O_2-Aufnahme geben nicht die absoluten Werte wieder, da von einer Durchspülung des

Versuchszylinders abgesehen wurde — um nicht durch starke Erweiterung der Versuchsapparatur dem Auftreten größerer Fehlerquellen Möglichkeiten zu geben. Es handelt sich also um untereinander vergleichbare Relativwerte.

Versuchsergebnisse bei Rana esculenta adult.

Bild 1: Betrachtet man zunächst die Gesamtaufnahme von Sauerstoff der Frösche 1 bis 5, so fallen zwei Tatsachen auf: starke individuelle Schwankungen und der dennoch stets ähnliche Charakter der einzelnen Kurven. Die Schwankungen sind bedingt durch die verschiedene Größe und durch verschiedenes Gewicht der Tiere. Um ein brauchbares Bild zu erhalten, wurden daher aus den Daten der Tiere von annähernd gleichem Gewicht Mittelwerte gebildet und diese als Kurve der Gesamtatmung dargestellt.

Bild 2: An dieser Kurve fallen zwei starke Maxima auf. Zwischen 5 und 25° C folgt die Atmung der van 't Hoffschen Regel sehr gut. Das stets bei etwa 30° C auftretende Minimum mit einem darauffolgenden nochmaligen Anstieg bei 35° C — der Punkt könnte fast die genaue Fortsetzung der Anfangskurve sein — gibt der Meinung Vernons betr. einer nervösen Beeinflussung viel Wahrscheinlichkeit. Bei 40° C ist dann ein endgültiges Absinken eingetreten.

Die Hautatmung verläuft bis 30° C fast konstant, mit ganz geringer Zunahme, um bei 35° C schon einen sehr kleinen Wert anzunehmen.

Bei ausgeschalteter Hautatmung nimmt die Sauerstoffaufnahme recht gleichmäßig ab und beträgt bei 40° C nur noch 30% des Anfangswertes.

Die Lungen- und die Rachenhöhlenatmung sind bis 20° C gleichmäßig; sie nehmen ab auf 50%. Dann steigen sie allmählich wieder an bis 38° C, um nun endgültig geringer zu werden. Die Rachenhöhle scheint etwas leistungsfähiger als die Lunge zu sein bei sehr niedrigen und bei sehr hohen Temperaturen. Es entspricht dies auch oft gemachten Beobachtungen, daß Frösche in solchen Fällen eine besonders starke Tätigkeit der Rachenhöhle rein äußerlich erkennen lassen.

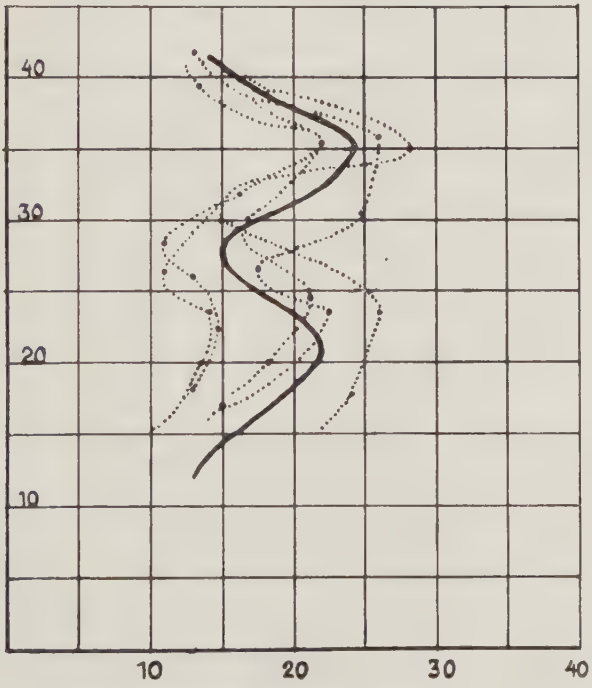
Im folgenden sind die Leistungen der einzelnen Gewebe der Gesamtleistung gegenübergestellt. Sämtliche Angaben beziehen sich auf ein und dasselbe Tier. Dies gilt auch für die weiteren Tabellen.

Tier Nr. 18.

Temperatur ° C	5	10	15	20	25	30	35	40	
Gesamtatmung	18,0	20,5	23,0	25,0	25,0	15,0	28,0	15,0	mm Manometerstand
Hautatmung	12.5	12,6	13,0	13,8	14,5	14,0	2,5	—	
Rachenatmung	12.0	8,0	5,8	4,7	4,4	3,7	7,0	8,0	
Lungenatmung	10,0	8,0	5,4	3,0	2,8	4,6	6,0	4,3	

Die Kurve G (Abbildung 1 und 2) zeigt keine Addition der Kurven L, R und H, sondern stellt die Sauerstoffmenge im Mittelwert von zehn Tieren dar, welche unter völlig normalen Verhältnissen von allen Geweben gleichzeitig aufgenommen wurde. Wie Bild 1 zeigt, ist der Anstieg der Sauerstoffaufnahme kein grad-

Rana esculenta (adult.)



Sauerstoffaufnahme (Manometerstand in mm)

Bild 1.

Punktiert: Kurven der einzelnen Tiere.

Ausgezogen: Kurve aus Mittelwerten.

liniger. Der gerade Anstieg der Kurve G in Bild 2 ist ein zufälliger, verursacht durch die Benutzung eines Mittelwertes von zehn Tieren.

Auf eine andere Erscheinung möchte ich noch eingehen. Wurden die Tiere einem plötzlichen Temperaturwechsel ausgesetzt — von Zimmertemperatur (25° C) auf 5° C —, so wurden die Augen milchig-trübe. Die Tiere waren an sich wohl und lebhaft, zeigten aber ein völliges Versagen der optischen Orientierung; sie waren blind. Erwärmte ich sie allmählich wieder auf Zimmertemperatur, so ging die Erblindung zurück. In der Literatur habe ich dafür keine Erklärung gefunden. Nähere Untersuchungen zeigten, daß der Sitz der Trübung weder in der Cornea noch in dem Linsenkörper war. Ich vermute daher, daß die Flüssigkeit in der vorderen und evtl. in der hinteren Augenkammer, welche Lymphozythen enthält und stark eiweißhaltig ist, bei schroffem Temperaturwechsel koagulierte.

Herr Prof. Dr. Heubner vom Pharmakologischen Institut der Universität Berlin war so freundlich, mir von ähnlichen, wenn auch nicht so weitgehenden Erscheinungen beim Menschen zu berichten.

Bei den Fröschen 5, 8, 9, 10, 20 und 21 war bei alleiniger Hautatmung nach Beendigung der Versuche die Nasenhöhle und deren Umgebung blutig unterlaufen. Die Tiere hatten (nach 1b) eine Gummikappe über dem Kopf

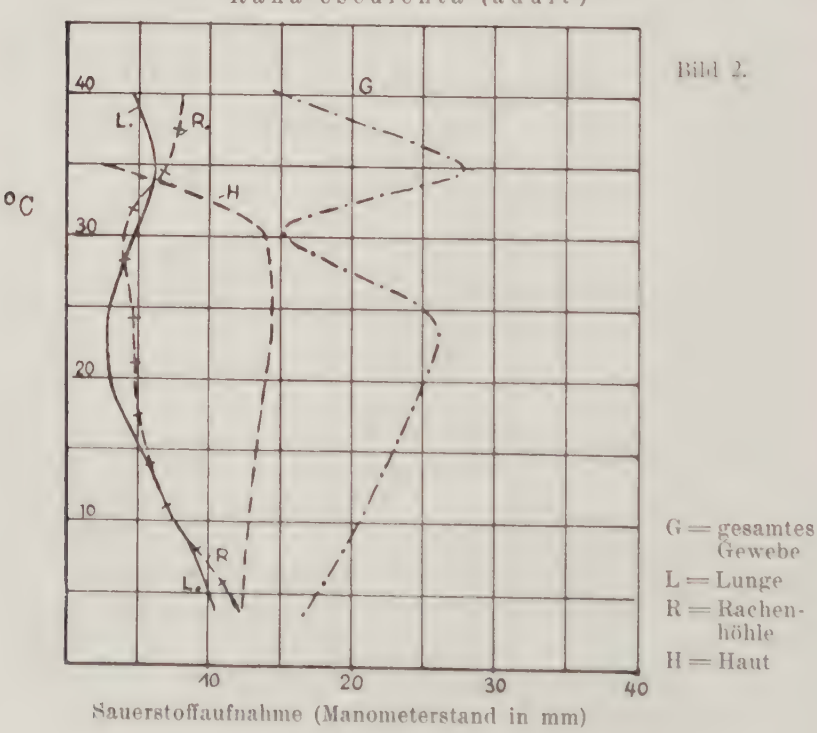


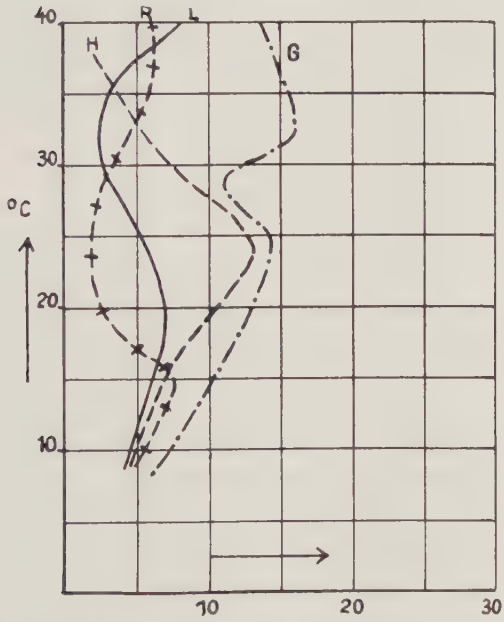
Bild 2.

gehabt. Es wird sich hier um Blutstauungen infolge straffen Annähens der Kappe gehandelt haben. Herr Dr. Grätz, Zoologisches Institut der Universität Berlin, war so freundlich, mir mitzuteilen, daß er bei straffem Abbinden von Extremitäten bei Fröschen ähnliche Beobachtungen gemacht hat. Bei späteren Versuchen schaltete ich die Lungen- und Rachenhöhlenatmung (nach 1a) aus; es traten keine Blutungen mehr auf, die gemessenen Werte zeigten keine Unterschiede zu den vorhergehenden.

Rana esculenta juv.

Die Sauerstoffaufnahme durch die gesamten Gewebe zeigt fast genau dasselbe Bild wie bei den erwachsenen Tieren. Die beiden Maxima liegen bei denselben Temperaturstellen, nur sind die Werte um 50% niedriger. Bei 10° C ändert sich das Verhältnis noch mehr zuungunsten der jungen Tiere, es ist 100 : 25.

Rana esculenta juv.



G = Gesamtes Gewebe
L = Lunge
H = Haut
R = Rachenhöhle.

Sauerstoffaufnahme
(Manometerstand in mm)

Betrachten wir jetzt wieder die einzelnen Komponenten der Atmung. Die Kurve der Hautatmung hat im Grunde den gleichen Charakter wie die Gesamtatmung, doch erscheint sie etwas geneigt. Die Sauerstoffaufnahme durch die Haut ist bis 28° C der Gesamt-

aufnahme fast gleich; was den Schluß nahelegt, daß bis zu dieser Temperatur die Haut die Sauerstoffaufnahme fast allein übernehmen kann. Bei höheren Temperaturen läßt die Hautatmung stark nach.

Die Lungen- und Rachenhöhlenatmung unterliegt nur geringen Schwankungen. Zwischen 18° C und 28° C ist die Aufnahme durch die Lunge etwas stärker, dann wird das Verhältnis umgekehrt. Die Größe ist auffälligerweise dieselbe wie bei adulten Tieren.

Frosch Nr. 31.

Temperatur ° C	10	15	20	25	30	35	40
Gesamtatmung	7,2	10,0	12,5	14,5	12,0	15,6	13,7
Hautatmung	5,0	7,5	10,4	13,2	7,2	3,5	—
Lungenatmung	5,0	6,7	7,0	5,5	2,5	3,0	8.0
Rachenatmung	5,2	8,3	2,7	2,1	3,5	6.0	5.2

Auch hier ist die Kurve G nicht durch Addition der drei Kurven L, R und H entstanden, sondern sie stellt die vorher festgestellte Menge des von allen Geweben gemeinsam aufgenommenen Sauerstoffes bei ganz normalen Bedingungen dar.

Versuchsergebnisse bei Rana temporaria adult.

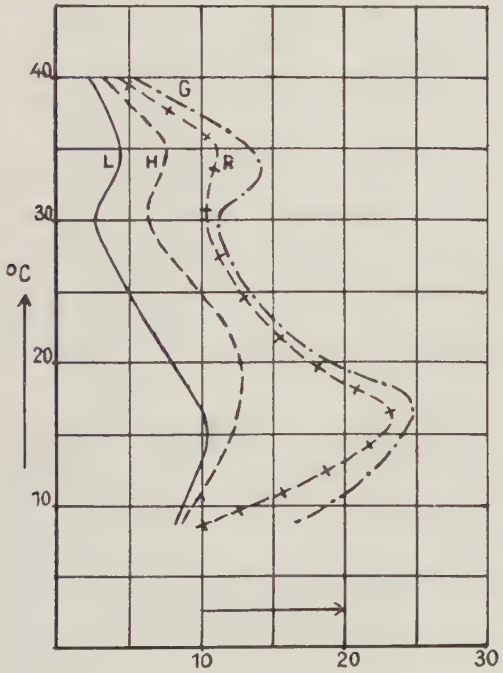
Die Sauerstoffaufnahme durch das gesamte respiratorische Gewebe bei erwachsenen R. temp. zeigt ein starkes Maximum bei etwa 15° C Lufttemperatur. Darauf folgt ein ziemlich gleichmäßiges Nachlassen bis zu 30° C. Es kommt nochmal eine kleinere Zunahme — auf die Hälfte des 15° C-Wertes — bei 35° C und dann ein sehr schneller Abfall bei 40° C auf 10 % des bei 15° C erreichten Maximalwertes. Ich möchte hierbei betonen, daß die Tiere trotz der geringen Werte der Sauerstoffaufnahme nach dem Herausnehmen aus dem Glaszylinder durchaus frisch und munter waren und ziemliche Freßlust zeigten. Es zeigt sich gerade hier, mehr noch wie bei den R. esculenta, die starke nervöse Beeinflussung der Atmung. Bei solchen Lufttemperaturen im Freien verkriechen sich die Tiere und halten wohl eine Art „Sommerschlaf"; jedenfalls sind sie — im Gegensatz wieder zu R. esculenta — nur schwer zu finden, erst im Herbst, bei kühleren Lufttemperaturen tauchen sie wieder in größerer Menge auf. Betrachtet man nun die Kurve der reinen Rachen-

höhlenatmung, so findet man eine geradezu auffallende Übereinstimmung mit der Kurve der Gesamtgewebe. Nur um ein weniges ist die Rachenhöhlenatmung geringer; sie zeigt dieselben Tendenzen zum Aufstieg und Absinken bei den betreffenden Temperaturen. Man sieht ja auch den Kehlkopf erwachsener R. temp. meistens in dauernder oszillierender Bewegung.

Auch die Kurven der Lungen- und der Hautatmung zeigen, wenn auch schwächer angedeutet, einen ähnlichen Charakter. Das erste Maximum der Hautatmung liegt bei etwa 20° C; es folgt ein Abfall auf die Hälfte bei 30° C, ein nochmaliger Anstieg bei 35° C und bei 40° C ein sehr geringer Wert.

Das Lungengewebe ist bei der Sauerstoffaufnahme am schwächsten beteiligt. Hier liegt das erste Maximum wieder wie bei den ersten Kurven bei 15° C, das zweite kleinere bei 35° C. Auffällig ist der Gegensatz zu der Lungenkurve bei Rana esculenta adult.

Rana temporaria adult.



G = Gesamtes Gewebe
L = Lunge
H = Haut
R = Rachenhöhle.

Sauerstoffaufnahme
(Manometerstand in mm)

Frosch Nr. 46.

Temperatur ° C	7,5	10	15	20	25	30	35	40
Gesamtatmung	10,0	18,0	24,0	17,5	12,5	12,0	12,5	4,0
Rachenatmung	7,5	15,0	22,0	16,0	11,5	11,0	11,5	3,5
Hautatmung	8,0	9,5	12,0	12,5	9,5	6,0	7,5	2,5
Lungenatmung	7,5	8,5	10,0	7,5	4,5	2,0	4,5	1,5

Versuchsergebnisse bei Rana temporaria juv.

Es wurden Versuche gemacht mit Tieren von einem Gewicht von 5 bis 7 g und von einem Gewicht von 10 bis 13 g. Im Prinzip sind die Ergebnisse dieselben, nur daß die Werte für die kleineren Tiere etwas niedriger liegen. Der besseren Anschaulichkeit halber wurden die Ergebnisse der größeren Tiere graphisch dargestellt und sollen hier allein besprochen werden.

Die Kurve der Sauerstoffaufnahme des Gesamtgewebes zeigt deutliche Abweichungen von derselben Kurve bei erwachsenen Tieren. Verglichen mit dem entsprechenden Bild der erwachsenen Tiere treten hier die Schwankungen wesentlich stärker und auch häufiger auf. Wir haben eine ziemlich gleichmäßige Zunahme bis zu 20° C, einen starken Rückgang bereits bei 25° C, bei 30° C eine neue Zunahme — wenn auch nicht so sehr wie bei 20° C —, bei 35° C eine erneute Abnahme, bei 38° C nochmal ein kurzes Aufflackern und nun erst eine endgültige Abnahme. Ich habe fast den Eindruck, daß es sich bei den Abnahmen um eine begonnene Einstellung des Körpers auf den „Sommerschlaf" handelt; eine darauffolgende Temperaturerhöhung mag dem Nervensystem einen neuen Anreiz geben und zu erhöhter Atmung führen. Dies spielt sich solange ab, bis eben die Temperatur ein Maximum für den tierischen Organismus darstellt und der endgültige „Sommerschlaf" beginnt.

Die Hautatmung erinnert in ihrer Entwicklung stark an die von Rana esculenta, besonders an die der alten Tiere. Sie steigt fast gleichmäßig bis zu 31° C an und nimmt darauf sehr schnell wieder ab; bei 36° C beträgt ihr Wert nur noch zwei (das Maximum war 16).

Hier wurden die Versuchsreihen abgebrochen, da die Tiere möglichst nicht eingehen sollten, weil an ihnen noch die Sauerstoff-

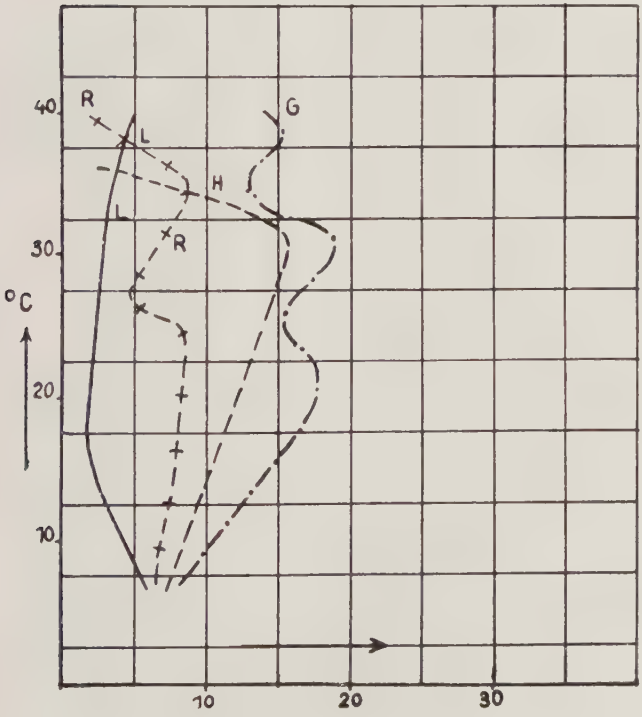
aufnahme durch die Lunge und die Rachenhöhle gemessen werden sollten. Die Kurve der Rachenhöhle paßt sich ungefähr der des Gesamtgewebes an. Bis 25° C ist sie fast konstant, dann aber schmiegt sie sich einigermaßen der Gesamtkurve an und erreicht bei 40° C das Minimum mit dem Wert von 1,5.

Die Lungenatmung hat bei 7° C etwa denselben Wert wie die Rachenhöhlenatmung. Sie sinkt dann bei 15° C auf ein Viertel des Anfangswertes und nimmt von da an ganz allmählich wieder zu, um bei 40° C fast den Anfangswert zu erreichen.

Frosch Nr. 58.

Temperatur ° C	6	10	15	20	25	30	35	40
Gesamtatmung	8,0	10,0	13,5	17,5	15,0	18,5	12,5	7,0
Hautatmung	7,0	8,5	10,0	12,0	13,5	15,5	6,0	—
Rachenatmung	6,0	6,5	7,5	8,0	7,5	5,0	8,5	1,5
Lungenatmung	5,5	4,5	2,0	1,5	2,0	2,5	3,5	5,0

Rana temporaria juv.



G = Gesamtes Gewebe
L = Lunge
H = Haut
R = Rachenhöhle.

Sauerstoffaufnahme (Manometerstand in mm).

Untersuchungen von Fröschen mit durchgetrennter Medulla oblongata.

Wie die Kurven auf Seite 7, 8, 9, 11 und 13 zeigen, folgt die respiratorische Tätigkeit der gesamten Gewebe nicht ohne weiteres der van 't Hoffschen Regel. Wie schon Vernon vermutete, ist dies auf nervöse Einflüsse zurückzuführen. Die folgenden Versuchsreihen bestätigen Vernons Vermutung.

Es wurde bei einer Reihe von Tieren das Atemzentrum, die Medulla oblongata, zerstört bzw. durchgetrennt. Nun zeigt sich ein gleichmäßiges Ansteigen der Atemintensität bei steigenden Temperaturen bis zu einem Höhepunkt, der etwa bei 35° C Lufttemperatur liegt. Dann erfolgt eine ziemlich schnelle und starke Rückkehr. Der Grad des Anstieges ist verschieden, je nachdem es sich um Rana esculenta oder temporaria und alte oder junge Tiere handelt.

Es hat sich eingebürgert, zur leichteren Übersicht der Abweichungen einer Reaktionsgeschwindigkeitsfolge bei Temperatursteigerungen von der van 't Hoffschen Regel, den Quotienten zwischen der Intensitätszahl einer Temperatur von t°, k_t und derjenigen der Temperatur von (t + 10°), (k_{t+10} als „Q_{10}" in die Tabellen einzutragen.

Es ist also $Q_{10} = \frac{k_{t+10}}{k_t}$.

Rana esculenta ad.:

Mittlere Temperatur .	15	20	25	30	35	40
Q_{10}	1,52	1,25	1,19	1,12	1,09	0,73

Rana esculenta juv.:

Mittlere Temperatur .	15	20	25	30	35	40
Q_{10}	2,1	2,0	1,66	1,6	1,48	0,6

Rana temporaria ad.:

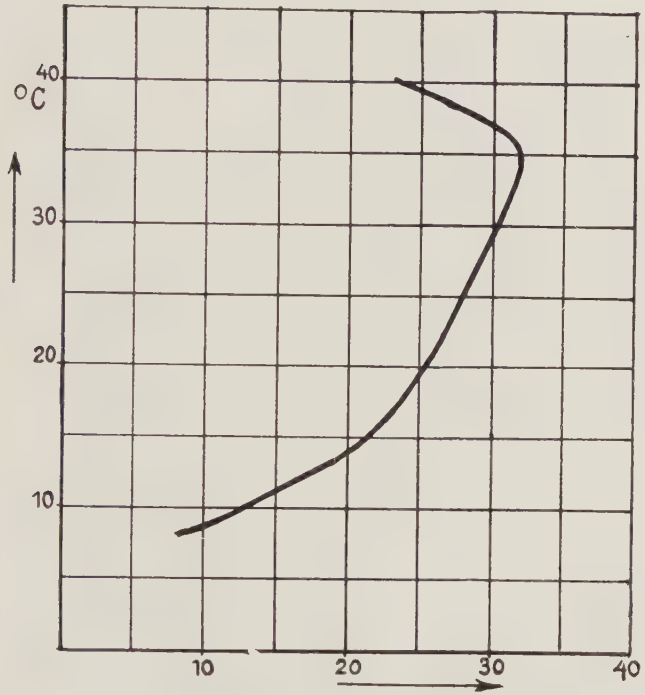
Mittlere Temperatur .	15	20	25	30	35	40
Q_{10}	5,0	2,13	1,52	1,24	1,24	0,88

Rana temporaria juv.:

Mittlere Temperatur .	15	20	25	30	35	40
Q_{10}	5,0	2,13	1,52	1,24	1,24	0,765

Rana temporaria adult.

Sauerstoffaufnahme des gesamten Gewebes bei durchschnittener Medulla oblongata.

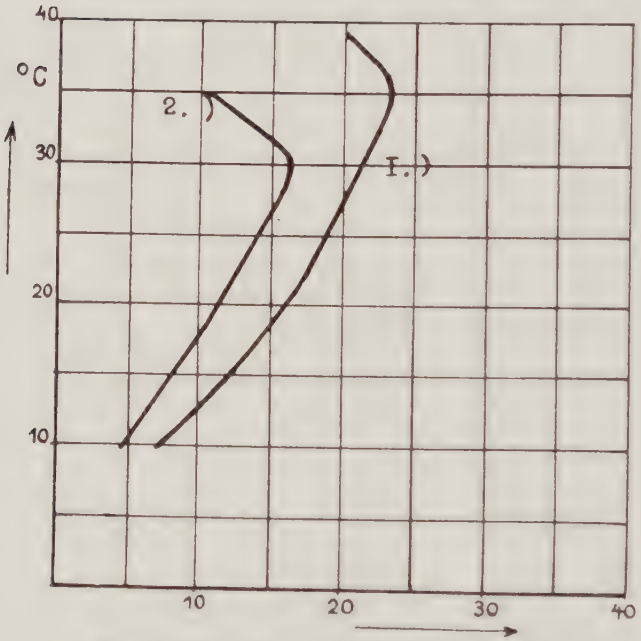


Sauerstoffaufnahme (Manometerstand in mm).

Rana temporaria juv.

Sauerstoffaufnahme des gesamten Gewebes bei durchschnittener Medulla oblongata.

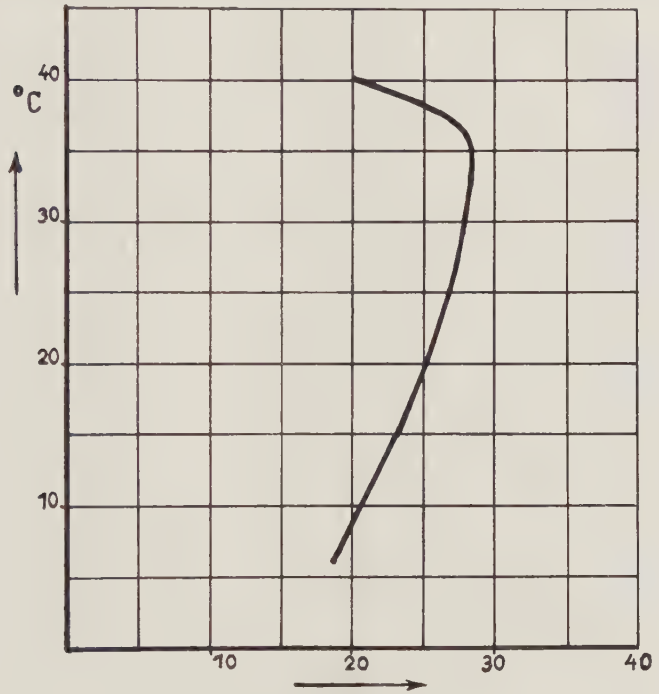
Kurve I.) Durchschnittsgewicht von 11,5 g
Kurve 2.) Durchschnittsgewicht von 8,5 g.



Sauerstoffaufnahme (Manometerstand in mm).

Rana esculenta adult.

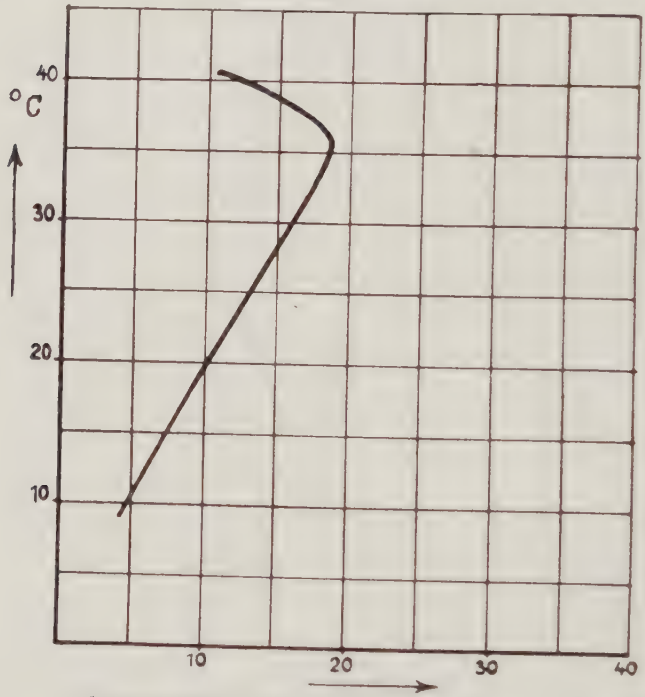
Sauerstoffaufnahme des gesamten Gewebes bei durchschnittener Medulla oblongata.



Sauerstoffaufnahme (Manometerstand in mm).

Rana esculenta juv.

Sauerstoffaufnahme des gesamten Gewebes bei durchschnittener Medulla oblongata.



Abschließende Betrachtung.

Ich möchte noch einmal darauf hinweisen, daß es sich bei den Versuchswerten um die Maxima der Leistungsfähigkeit der einzelnen respiratorisch tätigen Gewebe handelt; es hatte ein jedes den Gesamtbedarf des Körpers zu decken. In den folgenden Tabellen ist diese Leistungsfähigkeit dargestellt in Prozenten der Gesamtatmung (immer gleich 100 gesetzt).

Besonders werden die Werte der Rachenhöhle bei Rana temporaria auffallen: sie zeigen die hohe respiratorische Wichtigkeit dieses Gewebes.

Rana esculenta adult.

Temperatur ° C	5	10	15	20	25	30	35	40
Gesamtatmung	100	100	100	100	100	100	100	100
Hautatmung	70	61	56,5	55,2	58	93,3	89	—
Rachenatmung	66,6	40	21	18,8	17,6	24,7	25	53,3
Lungenatmung	55	40	19	12	11,2	37	21,4	29

Rana esculenta juv.

Temperatur ° C	10	15	20	25	30	35	40
Gesamtatmung	100	100	100	100	100	100	100
Hautatmung	68	83	90	91	58,3	22,4	—
Rachenatmung	72	92	23,4	13,9	20,8	19,2	58,3
Lungenatmung	68	74	60,8	37,9	29,1	38	38

Rana temporaria adult.

Temperatur ° C	7,5	10	15	20	25	30	35	40
Gesamtatmung	100	100	100	100	100	100	100	100
Hautatmung	80	63	50	72	76	55	54	63
Rachenatmung	75	83	92	91	92	92	92	87,4
Lungenatmung	75	56.6	41,7	42,1	36	18	32	37,5

Rana temporaria juv.

Temperatur ° C	6	10	15	20	25	30	35	40
Gesamtatmung	100	100	100	100	100	100	100	100
Hautatmung	87,5	85	74	70	90	84	48	—
Rachenatmung	75	65	55	44	50	30	68	21
Lungenatmung	60	45	14,5	8,4	13,5	13,5	28	7

Die geringe Bedeutung der Lunge für die Atmung wird nicht weiter überraschen. Dolk und Posthma schreiben darüber: „Die Sauerstoffaufnahme der Lunge hängt also offenbar nur insofern von der Hautatmung ab, als jene leistet, was diese noch zu leisten übrig läßt.“ „Die Sauerstoffaufnahme der Lungen wird durch den

Totalstoffwechsel beherrscht." Dieser Meinung möchte ich mich anschließen.

Die Fragestellung lautete: Welche Gewebe übernehmen bei Rana esculenta und temporaria in der Hauptsache die respiratorische Tätigkeit bzw. können sie übernehmen?

Betrachten wir zunächst Rana esculenta juv. Den Hauptanteil stellt bis 30° C die Haut, bei 25° C ist die Leistung mit 91% am höchsten. Von diesem Temperaturbereich an unterstützen die übrigen respiratorisch tätigen Gewebe, also Lunge und Rachenhöhle, die Haut in der Atmungsleistung. Ihre Tätigkeit wird notwendig. Das Maximum der Lungenleistung liegt bei Temperaturen zwischen 10° und 20° C. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Rachenhöhlenatmung.

Das für Rana esculenta Gesagte gilt auch für die erwachsenen Tiere.

Nun zu Rana temporaria juv. Die Verhältnisse sind denen bei Rana esculenta sehr ähnlich. Nur der Atmungsanteil der Haut ist ganz allgemein höher. Der geringste Anteil beträgt 48% bei 35° C. Das Maximum liegt wieder bei 25° C mit 90%. Von 25° C an aufwärts ist die fallende Tendenz unverkennbar.

Die Werte der Rachenhöhle liegen von 15° C an im Durchschnitt 100% höher als bei Rana esculenta juv. Die für das erwachsene Tier große Bedeutung der Rachenhöhlenatmung bahnt sich hier an. Die Lungentätigkeit zeigt nichts Außergewöhnliches.

Bei Rana temporaria adult. setzen sich die bei den jungen Tieren angebahnten Verhältnisse fort. Die Hautatmung tritt noch mehr in den Hintergrund; ihre Leistung bewegt sich um 55% herum. Gewaltig ist jedoch die respiratorische Tätigkeit der Rachenhöhle gestiegen. Die Werte schwanken von 7,5° bis 40° C zwischen 90 und 100%. Das heißt, die Rachenhöhle ist bei jeder etwa in Frage kommenden Temperatur in der Lage, annähernd den Gesamtbedarf — betr. die Sauerstoffaufnahme — zu decken.

II. Anatomischer Teil.

a) Feststellung der Kapillarmaschen in der Haut, in der Mundhöhle und auf der Lungenoberfläche.

Auf Grund des anatomischen Befundes — betreffend die Kapillaren — kann man sich ein Bild von der Leistungsfähigkeit der Mundhöhle, der Haut und der Lunge in respiratorischer Hinsicht machen. Wenn auch ein Teil der Kapillaren notwendig ist zur Blutzufuhr zwecks Ernährung der Gewebe, so wird doch die mehr oder weniger große Ausbildung des Kapillarnetzes einen Rückschluß auf eine respiratorische Tätigkeit gestatten. Im folgenden sollen daraufhin Haut, Mundhöhle und Lunge untersucht werden.

Die verwendeten Spirituspräparate stammen teils aus dem Berliner Museum für Naturkunde, teils aus dem Museum für Naturkunde Magdeburg. Die Tiere waren in Alkohol getötet und auch gleich darin aufbewahrt. Die Blutgefäße werden sich in diesem Fall sämtlich in ähnlicher Weise etwas verengt haben. Für den beabsichtigten Zweck erübrigen sich Injektionen in das Blutgefäßsystem, wie die mikroskopischen Präparate sowie deren Photographien zeigen. Die Kapillaren sind deutlich und klar zu erkennen.

Von der Haut der zu untersuchenden Tiere wurden je zehn Stellen des Rumpfes und drei Stellen des Oberschenkels betrachtet — topographisch stets die gleichen —. Für jede Art wurden fünf Tiere benutzt, so daß zur Feststellung des Durchschnittswertes der Kapillaren der Tiere einer Art und einer Herkunft 65 Einzelwerte zur Verfügung standen. Ferner wurden Tiere derselben Art, aber von verschiedenen Herkünften berücksichtigt, so daß zur Ermittlung des Mittelwertes wenigstens 200, meist 325 Einzelwerte vorhanden waren.

Von der Gaumenschleimhaut wurden je drei verschiedene Stellen betrachtet und in der gleichen Weise ausgewertet.

Die Kapillaren auf der Lungenoberfläche wurden in der folgenden Weise ausgezählt. (Methode nach Jäger, A., 82.) Die Tiere wurden in Narkose seitlich links und rechts aufgeschnitten, so daß ein Lungenflügel heraustrat. Die Mundhöhle wurde mit feuchter Watte verstopft. Dann wurde in die eine Lunge eine Pipette eingeführt und Luft hineingeblasen, bis der andere Lungenflügel voll aufgebläht war. Dieser wurde dann abgebunden und unter dem Binokular betrachtet. Von jeder Tierart kamen je zehn linke und je zehn rechte Lungenflügel zur Untersuchung.

Untersuchung der Haut.

Die Zellenschicht der Epidermis ist von geringer Stärke; der gesamte Bau ist ziemlich locker und oft unterbrochen von azinösen Schleimdrüsen, welche für die Feuchthaltung des Gewebes, durch das ein Gasaustausch erfolgen soll, sorgen. Die Größe der Haut ohne Extremitäten wurde in der Weise festgestellt, daß die Haut

vom Tierkörper abgezogen wurde und auf einem Brett, auf welchem weißes Papier aufgeklebt war, glatt aufgespannt wurde. Die Hautumrisse wurden auf dem Papier aufgezeichnet und der Inhalt der sich so ergebenden Fläche mit dem Planimeter ermittelt. Ähnlich wurde auch bei der Haut der Extremitäten verfahren. Untersuchungen der Haut der Extremitäten zeigten, daß dieselben ein recht schwaches Kapillarnetz haben; beim Oberschenkel zeigte es sich, daß dessen dorsaler Teil etwas stärker durchblutet ist; hier kommen auf 1 cm^2 etwa 50% des Kapillarwertes der Rumpfhaut. Die Extremitätenhaut hat eine Oberfläche, welche im Durchschnitt 80% der der Rumpfhaut beträgt. Die geringe Durchblutung der Haut der Unterschenkel sowie der Ventralseite der Oberschenkel macht eine respiratorische Funktion sehr unwahrscheinlich. Um die gesamte respirationstüchtige Haut zu erfassen, ist also zu der Rumpfhaut $^1/_4$ der Extremitätenhaut — viermal dorsale Oberschenkelhaut — zu addieren, d. h. also $^1/_4$ von 80% = 20% der Rumpfhaut.

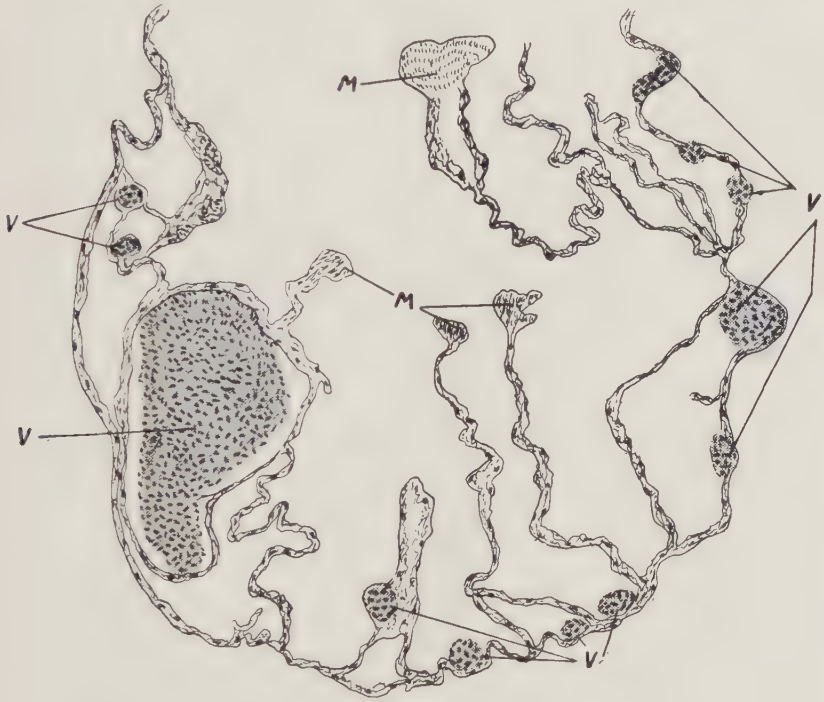
Untersuchung der Mundhöhle.

In der subepithelialen Lage der Gaumenschleimhaut findet sich noch nicht das letzte, oberflächlichste Kapillarnetz, sondern von diesem ausgehend treten Kapillaren auch in das Epithel ein. Sie setzen sich nicht nur fort zwischen der basalen Zellenlage, sondern dringen noch in die mittleren Epithellagen ein. Bei senkrechten Schnitten läßt es sich erweisen, daß die intraepitheliale Anordnung der Kapillaren nicht tatsächlich subepithelial ist, in der Weise, daß mit den Kapillaren sich zartes Bindegewebe in Form feiner Papillen erhebt.

Untersuchung der Lunge.

Der Bau der Lunge von Rana esculenta ist eingehend beschrieben worden in den Arbeiten von Leydig (51), Arnold (4), Küttner (46) und Gaupp (35). Küttner wies außerdem nach, daß die Anordnung der Kapillarnetze in den Endräumen des Lungensackes bei den meisten Amphibien außerordentlich ähnlich ist. Gaupp (35) schreibt über die Lungenarterien von Rana esculenta:

„Die großen Arterien verlaufen nur an der Oberfläche der Lunge. Die drei Arteriengefäße (R. dorsalis, R. medialis und R. lateralis), die in ziemlich gleich weiten Zwischenräumen voneinander und leicht konvergierend zur Lungenspitze ziehen, geben oft je einen kürzeren, zur Spitze hinstrebenden Ast ab, so daß dann sechs

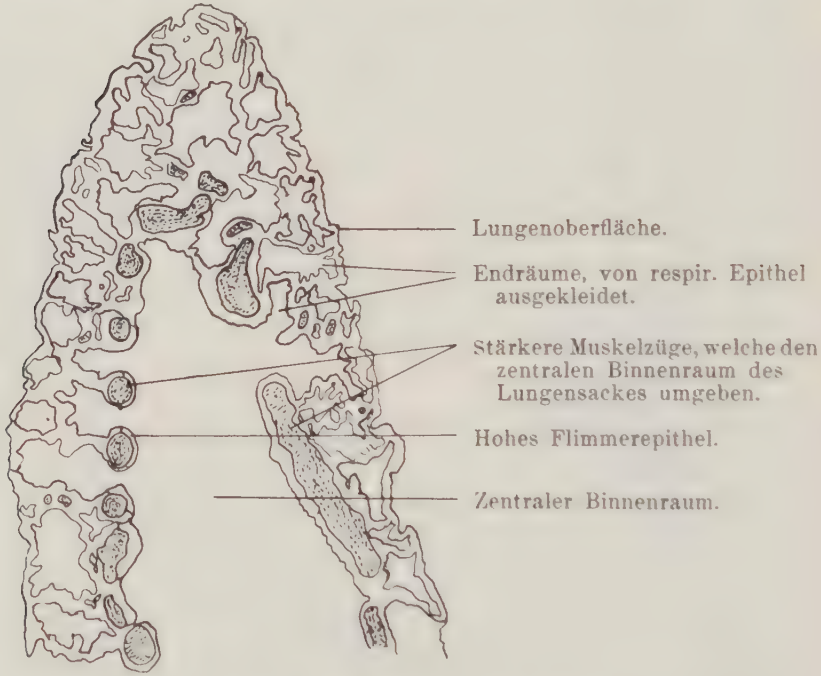


Querschnitt durch die Lunge von R. esculenta.

V = Venen, in denen Blutstauungen auftraten,
M = Lungenmuskulatur.

Stammgefäße da sind. Was das Verhalten der Stammgefäße zu den durch die Basen der Septa bedingten Einziehungen anlangt, so möchte ich bemerken, daß zwar meist die Arterie eine Strecke weit solchen Furchen folgt, häufig genug aber auch unabhängig von ihnen über die Außenwände der Kammern hinläuft. Von jedem Stamm — der Schilderung von Küttner zufolge — gehen in gleichen

Intervallen jederseits 13 bis 15 Zweige mehr oder weniger rechtwinklig ab . . . Erst von nun an treten baumförmige Verzweigungen auf . . .“ „Wie im Grunde der Alveolen, so findet sich auf jeder Septum-Oberfläche ein Kapillarnetz, auch in den Septis ist dasselbe Prinzip vertreten wie an der Oberfläche.“ „Über den dicken Muskel-



Lunge von Rana esculenta.
Längsschnitt durch einen größeren Teil des Lungensackes.
Das kaudale, blinde Ende schaut nach oben.

balken, die den Kämmen der hohen Septa eingelagert sind, liegt ein dichtes Bindegewebspolster, in dem sich spärlich entwickelte Blutkapillaren finden.“

Die Einzeldaten der Kapillaren von Rana esculenta der Lunge finden sich in den Protokollen, Seite 27 u. folg.

Im folgenden sind die Mittel der Gesamtwerte von Haut-, Mundhöhlen- und Lungenkapillarmaschen zusammengestellt.

Längschnitt durch die Lunge
von Rana agilis.

Längsschnitt durch die Lunge
von Bufo viridis.

Längsschnitt durch die Lunge von Bufo calamita.

Zusammenfassung:

	Kapillarmaschen insgesamt:		
	Haut	Mund	Lunge
R. esculenta:	7266	741,4	1278
(Berliner Mittelwert)	8601	726,0	
R. temporaria:	3011	680,4	1228,5
(B. Mw.)	3577	738,0	
R. agilis:	2983	443,5	1214
(B. Mw.)	3544,6	438,8	
R. arvalis:	3578	371,4	1165,5
(B. Mw.)	3480	396	
Bufo bufo:	3297	494,4	1015,4
(B. Mw.)	3386	507,0	
Bufo calamita:	3831	429,0	1040,0
(B. Mw.)	3854	478,0	
Bufo viridis:	2669	268,2	1018,4

In % ausgedrückt:

	Kapillarmaschen insgesamt		
	Haut	Mund	Lunge
R. esculenta:	100 :	10 :	18
(B. Mw.)	:	8,4 :	15
R. temporaria:	100 :	23 :	40
(B. Mw.)	:	20,7 :	35
R. agilis:	100 :	15 :	41
(B. Mw.)	:	12,3 :	34
R. arcalis:	100 :	10 :	32
(B. Mw.)	:	11 :	32
Bufo bufo:	100 :	15 :	30
(B. Mw.)	:	15 :	30
Bufo calamita:	100 :	13 :	27
(B. Mw.)	:	12,4 :	27
Bufo viridis:	100 :	10 :	38
(B. Mw.)	:	10,6 :	36

Es folgen nun die genauen Daten von Rana esculenta und anschließend die Mittelwerte der übrigen untersuchten Arten.

Rana esculenta.

	Kapillarmaschen pro cm²			
	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle
Yokohama	168	171	121	147
	154	162	118	136
	151	162	119	141
	155	156	120	135
	153	150	114	137
	156	162	117	134
	160	157	106	141
	155	158	113	136
	151	160	118	139
	158	163	122	134
	163	154	114	132
	157	160	118	140
	161	156	115	134
	167	151	119	143
	158	155	112	135
	163	163	118	
	165		116	
Mittelwert	158,5	154,75	117,4	137,6

	Kapillarmaschen pro cm²			
	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle
Berlin	176	183	178	118
	182	168	186	126
	185	175	181	115
	173	181	188	121
	179	176	190	128
	169	169	182	117
	182	173	187	130
	186	178	176	116
	175	167	191	122
	179	182	186	124
	183	178	178	119
	171	169	175	114
	184	172	192	128
	186	180	183	126
	178	176	179	121
	188	167	181	
	177		191	
Mittelwert	180,0	174,0	183,7	121,66
Mallorca	143	139	129	109
	136	141	136	124
	141	124	143	116
	138	132	138	102
	128	118	142	106
	145	126	139	117
	132	129	128	108
	141	134	137	121
	135	128	146	113
	127	126	137	117
	136	135	139	105
	131	131	128	102
	142	129	137	109
	134	137	144	114
	137	132	141	112
	129	126	136	
	141		142	
Mittelwert	136,2	130,4	137,7	111,66

Der Mittelwert der Hautkapillaren beträgt:

Mittelwert	Mw = 151,38 Maschen pro cm² (± 6,5)
Streuung	σ = 19,6
Variabilitätskoeff.	V = 12,3%
Mittlerer Fehler	m = ± 6,5

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Mundhöhle beträgt:

Mittelwert	Mw = 123,56 pro cm² (± 6,0)
Streuung	σ = 10,7
Variabilitätskoeff.	V = 8,6%
Mittlerer Fehler	= ± 6,0

Anzahl der Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche:

637	694	
678	686	
682	693	
643	705	Mw = 679,6 (± 4,5)
664	673	σ = 20,02
690	676	V = 2,95%
648	694	m = ± 4,5
657	688	
662	698	
673	703	
651	689	

Anzahl der Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche, gezählt auf 24 mm² Lungenoberfläche.

14	15	12	13	
13	14	14	13	
13	14	15	12	
12	15	15	14	
14	14	13	12	
15	12	13	16	
16	13	14	12	Mw = 13,94
14	15	13	13	σ = 1,76
16	15	13	14	V = 4,2%
12	13	14	15	m = ± 0,4
16	17	16	14	
15	14	14	13	
12	13	15	14	
11	16	12	13	
14	12	16	15	
17	14	14	12	

Größe der Haut (ohne Extremitäten):

36,5	44,5	41,0	38,5	Mw = 40,58 cm²
41,8	41,4	39,5	40,5	σ = 2,43
37,6	39,5	36,5	43,0	V = 5,98%
39,5	45,0	39,6	37,6	m = ± 0,5
43,6	42,0	41,5	42,5	

Zu diesem Mittelwert kommt noch ein Zuschlag von 40% für die Extremitäten. Doch ist die Durchblutung größtenteils so gering, daß de facto für die Atmung nur 20% angesetzt werden können.

Rana temporaria.

Kapillarmaschen pro cm².

Herkunft	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle	
Kuangtung	60	59,75	59,5	109,8	Mittelwerte
Kolafjard	69,9	70,18	69,5	120,2	
Graubünden	46,8	45,0	44,0	103,8	
Kronstadt	64,7	58,0	63,8	109,8	
Berlin	74,0	80,3	75,4	123,4	

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Haut beträgt:

Mw = 62,73 pro cm²
σ = 10,7
V = 17 %
m = ± 2,9

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Mundhöhle beträgt:

Mw = 113,4 pro cm²
σ = 7,14
V = 6,3 %
m = ± 3,2

Anzahl der Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche:

Mw = 614,25 pro cm²
σ = 36
V = 5,8 %
m = ± 8,0

Größe der Haut (ohne Extremitäten):

Mw = 39,925 pro cm²
σ = 19,8
V = 4,95 %
m = ± 4,4

Dazu kommt ein Zuschlag von 20% für die Extremitäten, aus den bei Rana esculenta angegebenen Gründen.

Rana agilis.

Kapillarmaschen pro cm².

Herkunft	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle	
Kalofer	50,0	49,0	50,4	71,9	Mittelwerte
Kronstadt	59,9	58,8	61,1	73,6	
Budapest	65,64	64,1	66,35	75,8	
Berlin	73,35	73,3	74,88	73,13	

Der Mittelwert der Hautkapillarmaschen beträgt:

Mw = 62,15 pro cm²
σ = 12,5
V = 20,0%
m = ± 3,6

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Mundhöhle beträgt:

Mw = 73,91 pro cm²
σ = 1,4
V = 1,85%
m = ± 0,7

Größe der Haut (ohne Extremitäten):

Mw = 39,0 cm² plus 20% für die Extremitäten
σ = 19,1
V = 4,9%
m = ± 4,3

Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche:

Mw = 607
σ = 19,9
V = 3,27%
m = ± 4,5

Rana arvalis.

Kapillarmaschen pro cm².

Herkunft	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle	
Kronstadt	83,8	77,4	85,3	57,7	Mittelwerte
Berlin	74,0	75,25	68,3	66,0	
Sylt	68,8	69,2	69,1	62,0	

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Haut beträgt:

Mw = 74,57 pro cm²
σ = 6,15
V = 8,24%
m = ± 2,05

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Mundhöhle beträgt:

Mw = 61,9 pro cm²
σ = 3,4
V = 5,5%
m = ± 2,0

Größe der Haut (ohne Extremitäten):

Mw = 39,0 cm² plus 20% für die Extremitäten
σ = 5,91
V = 1,5%
m = ± 1,1

Anzahl der Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche:

Mw = 582,75
σ = 18,3
V = 3,14%
m = ± 4,1

Bufo bufo.

Kapillarmaschen pro cm².

Herkunft	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle	
Marokko	74,9	74,9	74,1	89,83	Mittelwerte
Berlin	70,23	70,6	70,94	84,50	
Kreta	60,94	60,4	61,0	72,87	

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Haut beträgt:

Mw = 68,7 pro cm²
σ = 5,91
V = 8,6%
m = ± 1,97

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Mundhöhle beträgt:

Mw = 82,39 pro cm²
σ = 7,08
V = 8,6%
m = ± 2,4%

Größe der Haut (ohne Extremitäten):

Mw = 40,15 cm² plus 20% für d. Extremitäten
σ = 2,03
V = 5,0%
m = ± 0,47

Anzahl der Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche:

Mw = 507,9
σ = 23,4
V = 4,6%
m = ± 5,2

Bufo calamita.

Kapillarmaschen pro cm².

Herkunft	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle	
Budapest	74,8	73,24	74,4	70,02	Mittelwerte
Berlin	80,5	80,75	79,65	79,8	
Sylt	85,4	85,3	84,3	64,5	

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Haut beträgt:

Mw = 79,82 pro cm²
σ = 4,47
V = 5,6%
m = ± 1,49

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Mundhöhle beträgt:

Mw = 71,5 pro cm²
σ = 6,33
V = 8,85%
m = ± 3,6

Anzahl der Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche:

Mw = 520,0
σ = 19,4
V = 3,75%
m = ± 4,35

Größe der Haut (ohne Extremitäten):

Mw = 39,9 cm² plus 20% für die Extremitäten
σ = 18,7
V = 4,7%
m = ± 4,18

Bufo viridis.

Kapillarmaschen pro cm².

Herkunft	Haut dorsal	lateral	ventral	Mundhöhle
Tibet	45,5	45,25	46,5	35,4
Lohja	65,4	65,1	65,17	35,3
Berlin	59,1	58,4	59,1	50,27
Lissabon	50,0	50,02	50,01	44,7
Marokko	58,4	58,0	58,23	58,0

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Haut beträgt:

Mw = 55,61 pro cm²
σ = 6,9
V = 12,3%
m = ± 1,8

Der Mittelwert der Kapillarmaschen der Mundhöhle beträgt:

Mw = 44,74 pro cm²
σ = 8,58
V = 19,0%
m = ± 3,8

Größe der Haut (ohne Extremitäten):

Mw = 40,05 cm² plus 20% für d. Extremitäten
σ = 22,5
V = 5,5%
m = ± 5,0

Anzahl der Kapillarmaschen auf der Lungenoberfläche:

Mw = 509,2
σ = 10,25
V = 2,0%
m = ± 2,3

Kapillarmaschen auf der Haut des Oberschenkels.

	dorsal	ventral	
Rana esculenta:	82	36	
	87	40	Mw d. = 85,1
	86	34	Mw v. = 38,0
	85	39	
	86	41	
Rana temporaria:	32	21	
	29	23	Mw d. = 21,4
	34	19	Mw v. = 21,6
	32	25	
	30	20	
Rana agilis:	35	20	
	37	22	Mw d. = 35,0
	32	21	Mw v. = 19,8
	36	18	
	35	18	

	dorsal	ventral	
Rana arvalis:	37	21	
	35	20	Mw d. = 36.6
	38	18	Mw v. = 20.0
	36	22	
	37	19	
Bufo bufo:	30	18	
	27	16	Mw d. = 28.2
	28	15	Mw v. = 16,4
	27	18	
	29	15	
Bufo calamita:	37	20	
	39	19	Mw d. = 38.2
	41	17	Mw v. = 19.4
	37	21	
	38	20	
Bufo viridis:	35	22	
	36	20	Mw d. = 35.0
	32	18	Mw v. = 20.0
	35	21	
	36	20	

Der gesamte Atmungsvorgang läßt sich in drei Abschnitte zerlegen, welche Gaupp (35) wie folgt beschreibt:

„a) Aspiration von Luft durch die geöffneten Nasenlöcher in die Mundrachenhöhle, durch Erweiterung der letzteren bei geschlossenem Aditus laryngis.

b) Exspiration aus den Lungen in die erweiterte Mundhöhle hinein, bei geöffnetem Aditus laryngis, hauptsächlich durch Kontraktion der Bauchmuskeln.

c) Inspiration der nunmehr in der Mundhöhle befindlichen Luft in die Lungen, durch Verengung der Mundrachenhöhle bei geschlossenen inneren Nasenlöchern und bei geöffnetem Aditus laryngis und Öffnen der Nasenlöcher; alsdann Respirationspause."

Dieses schreibt Gaupp von Rana esculenta. Es wird sich bei den übrigen Anuren sicher um die gleichen Vorgänge handeln. Zu untersuchen wird sein, ob der morphologische Bau des Atmungsmechanismus der anderen Anuren Unterschiede zu dem von Rana esc. aufweist und wie solche sich eventuell auf die Atmung auswirken könnten. Dabei ist an die Muskulatur der Mundhöhle, an den Zungenbeinknorpel, der als Verschluß der Choanen eine Rolle spielt, und an die Lunge gedacht.

Als erstes sei die Muskulatur der Mundhöhle besprochen.

b) Die Muskulatur der Mundhöhle.

Die Verhältnisse bei Rana esculenta sind durch die Arbeiten von Gaupp (35) geklärt. Es seien hier die Muskeln kurz nach ihrer Wirkungsweise zusammengestellt.

M. submaxillaris: verleiht dem Mundhöhlenboden Festigkeit.
M. petrohyoid. post. I., II., III.: heben den Mundhöhlenboden und verkleinern die Mundhöhle.
M. subhyoid. und M. geniohoid.: heben den Mundhöhlenboden und verkleinern so die Mundhöhle; der zweite ist ferner wichtig für die Schluckbewegung und öffnet die Nasenlöcher.
M. petrohyoid. ant.: wichtig für die Schluckbewegung.
M. sternohyoid.: erweitert die Mundhöhle durch Senken des Mundhöhlenbodens.
M. omohyoid.: erweitert die Mundhöhle durch Senken des Mundhöhlenbodens.

Rana temporaria: Der M. geniohyoid. ist kürzer und gedrungener gebaut. Der M. petrohyoid. setzt am Zungenbein etwas höher an, zur Hälfte an den Processus alares. Die kräftige Ausbildung des M. geniohyoid. scheint in Übereinstimmung zu stehen mit der höheren Zahl der Kehloscillationen — nach Wedenskij (76) pro Minute etwa 130.

Rana agilis: Der M. geniohyoid. ist dünn und lang, desgleichen auch der M. omohyoid. Die Arbeitsweise ist dieselbe wie bei Rana esculenta.

Rana arvalis: Der M. sternohyoid. bzw. dessen laterale Portion ist recht schmal an der Inscriptio tendinea (zum M. rectus abdominis). Die Mm. geniohyoid. und petrohyoid. ant. sind kräftig gebaut.

Bufo calamita: Der M. omohyoid. ist von besonderer Stärke; seine Insertion am Zungenbeinknorpel erfolgt direkt am Proc. alaris. Die oberen Spitzen des M. sternohyoid. erreichen ebenfalls diese Stelle, wo sie sich festhaften. Die Muskulatur insgesamt macht einen kräftigen Eindruck. Ihre Arbeitsweise ist die gleiche wie bei den Raniden.

Bufo bufo (Bufo vulgaris): Die Mundhöhlenmuskulatur zeigt Rana esculenta gegenüber eine Reihe von Abweichungen. Der M. subment. ist kräftig und weist eine deutliche Gliederung auf in zwei

Portionen, eine kleinere direkt am Unterkieferwinkel und dann daran ansetzend eine größere. Die Insertion des M. geniohyoid. erfolgt am Unterkiefer nicht wie bei den Raniden in zwei Portionen, sondern im ganzen. Bei Kontraktion des M. geniohyoid. setzt die Zugkraft also mehr an einer Stelle an. Der M. omohyoid. inseriert auffallend tief, etwa in der Mitte zwischen den Processus post. lat. und den Processus alar. Eine deutliche Verlagerung weist der M. petrohyoid. III. auf. Er inseriert am Unterkiefer etwas über den beiden anderen MM. petrohyoid., am Zungenbein am Ende des Processus post. lat. Durch diese neue Lage kann möglicherweise der Mundhöhlenboden kaudalwärts besser gehoben werden.

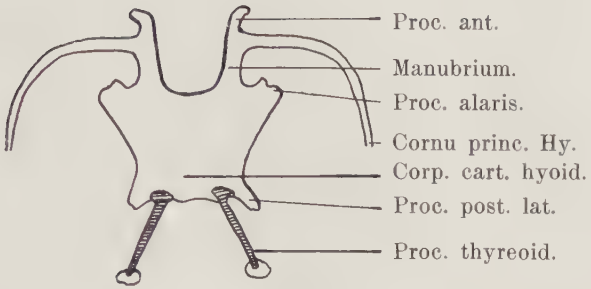
Bufo viridis: Innerhalb der Mundhöhlenmuskulatur ist der M. petrohyoid. auffallend klein; seine Insertion am Zungenbein liegt nicht wie sonst am Processus alaris, sondern unterhalb desselben am Corp. cart. hyoid.

Rana esculenta: Das Zungenbein von Rana esculenta ist von Gaupp (35) genau in allen Einzelheiten beschrieben; es soll hier nur auf die Bedeutung der Processus anteriores an den Manubria hingewiesen werden. Diese legen sich bei der Aspiration in die Öffnungen der Choanen und verschließen diese. Da bei der Aspiration die Zunge nach vorn gezogen wird, wird das Zungenbein auch nach vorn bewegt und bewirkt durch die Proc. ant. den Choanenverschluß, welcher für den Pumpenmechanismus der Mundhöhle von großer Bedeutung ist.

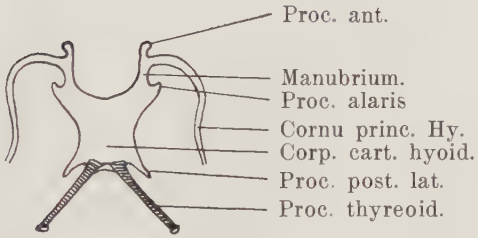
Rana temporaria: Der Zungenbeinkörper ist im Vergleich mit Rana esculenta an Flächeninhalt kaum halb so groß. Es wird dadurch der feste Teil des Mundhöhlenbodens — faßt man die Mundhöhle als Pumpe auf, also der Pumpenkolben — kleiner.

Rana agilis: Die Processus anteriores des Zungenbeines sind sehr klein, eigentlich nur angedeutet. Wie Wedenskij (36) an Versuchen zeigte, ist hier diese Art Nasenverschluß sehr wenig dicht.

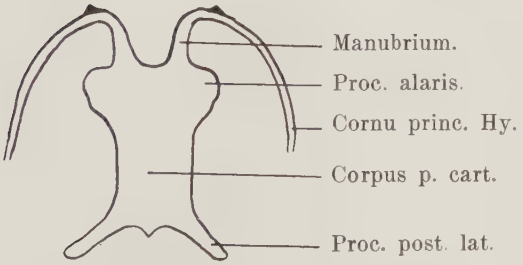
Rana arvalis: Die Processus anteriores sind gut ausgebildet; ein guter Choanenverschluß ist also sichergestellt.



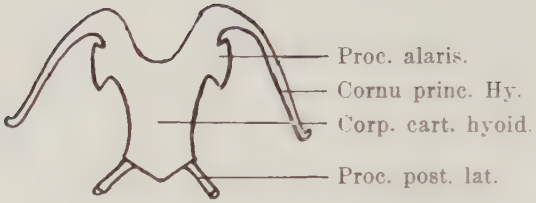
Zungenbein von Rana esculenta.



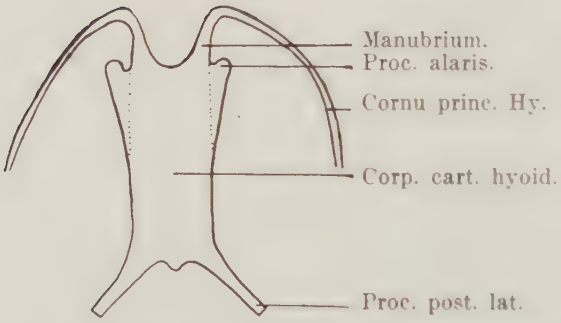
Zungenbein von Rana temporaria.



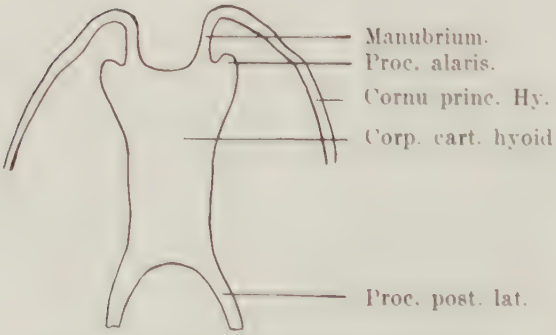
Zungenbein von Rana agilis.



Zungenbein von Bufo bufo.



Zungenbein von Bufo calamita.



Zungenbein von Bufo viridis.

Bufo calamita: Die Processus anteriores fehlen gänzlich. Das Manubrium bildet einen Teil der Cornua principalia. Die Stelle, an der man die Processus anteriores vermuten sollte, zeigt eine Verbreiterung, die durch etwas Bindegewebe unterpolstert ist. Sie wird beim Vorwärtsschieben der Zunge, also bei der Aspiration, gegen die Choanenöffnungen gedrückt und bewirkt so einen, wenn auch nicht allzu dichten Verschluß derselben.

Bufo bufo (Bufo vulgaris): Die Proc. ant. fehlen. Der Teil des Cornua princ. hyoid., an dem die Krümmung nach hinten beginnt, ist stark verbreitert; er drückt jedenfalls auf die Öffnungen der Choanen. Das Corpus cart. hyoid. ist relativ klein.

Bufo viridis: Das Zungenbein gleicht dem von Bufo calamita; auch hier fehlt der Proc. ant.; dafür tritt die Verbreiterung an den Cornua princ. mit darunter liegendem Bindegewebepolster auf.

Zusammenfassend kann gesagt werden, der Choanenverschluß, welcher am besten gewährleistet ist durch die Processus anteriores. bei Rana esculenta, temporaria und arvalis ist sehr gut, mäßig durch den Bindegewebepolsterersatz bei Bufo calanita, B. viridis, schlecht ist er bei Bufo bufo und sehr gering bei Rana agilis.

Die vorstehend geschilderten kleinen Eigenheiten, welche in der Ausbildung des Zungenbeins bei Anuren festgestellt wurden, haben doch auf die Respiration einen nicht geringen Einfluß, da der Gesamtmechanismus der Mundhöhlen- und Lungenatmung außerordentlich kompliziert ist, wie Gaupp (35) ihn schildert. Zeigt ein kleiner Teil Unvollkommenheiten, so kann sehr wohl der Wirkungsgrad des Apparates stark leiden.

III. Feststellung der Kehloszillationen und der Lungenatmungen.

Als Ergänzung zu den in Teil I behandelten Fragen, besonders was die Leistungsfähigkeit der Mundhöhle und der Lunge anbetrifft, soll hier untersucht werden, wie oft die Tiere diese beiden Organe zu Atmungszwecken benutzen.

Die einzelnen Tiere wurden bei 20° C, bei normalem Luftdruck (760 mm Quecksilbersäule) und bei hoher Luftfeuchtigkeit beobachtet, und zwar fortlaufend jedes Tier vier bis fünf Stunden. Um ein möglichst gleichmäßiges Bild zu bekommen, wurde darauf

geachtet, daß sämtliche Tiere sich in völligem Ruhezustand befanden.

Gemessen wurden rund 100 000 Kehloszillationen.

Allgemein ist zunächst festzustellen, daß die Zahl der Kehloszillationen — pro Minute — geringer wurde, wenn während dieser Zeit eine oder mehrere Lungenatmungen eintraten. Einige der untersuchten Arten, wie Rana esculenta, Rana arvalis und Bufo calamita, zeigten eine geringe Lungentätigkeit, während bei anderen, wie z. B. bei Rana agilis, sich in die Kehloszillationen oft Lungenatmungen einschalteten.

Bei Rana esculenta liegen Angaben über Kehloszillationen und Lungenatmungen vor von Wolterstorff. Diese wurden nachgeprüft und ergänzt. Es ergab sich pro Minute ein Durchschnittswert von 93 94 Oszillationen, wenn gleichzeitig keine Lungenatmungen eintraten. Erfolgte während einer Minute eine Lungenatmung, so sank die Zahl der Oszillationen während dieser Zeit auf 68, bei zwei Lungenatmungen auf 50. Am häufigsten war zu beobachten, daß minutenlang Kehloszillationen ohne Einschaltung von Lungenatmungen auftraten.

Das Verhältnis der Häufigkeit der Daten war wie folgt:

Auf 100 Minuten mit alleinigen Kehloszillationen kamen

48 Minuten mit Kehloszillationen und 1 Lungenatmung (pro Minute)

und 35 Minuten mit Kehloszillationen und 2 Lungenatmungen (pro Minute).

Hier seien zur besseren Übersicht auch die Daten der Kapillaren jedesmal hinzugefügt. Für die Haut wurde eine Zahl von 7250 Kapillarmaschen berechnet, für die Mundhöhle die Zahl von 740. Auf der Lungenoberfläche wurden 1280 Kapillarmaschen gezählt. Das ergibt ein Verhältnis von:

100 : 10 : 18.

Auch für Rana temporaria liegen Beobachtungen vor von Wedenskij (76). Sie wurden ebenfalls nachgeprüft und ergänzt. Der Durchschnittswert der Kehloszillationen pro Minute, ohne gleichzeitige Lungenatmung, betrug 133. Trat eine Lungenatmung

während der Minute ein, so sank die Oszillationszahl auf 108, bei zwei Lungenatmungen auf 85, bei drei Lungenatmungen während der Minute auf 58. Am zahlreichsten waren zwei Lungenatmungen während einer Minute.

Das Verhältnis der Häufigkeit der Daten war wie folgt:

Auf 100 Minuten mit alleinigen Kehloszillationen kamen:

100 Minuten mit Kehloszillationen mit 1 Lungenatmung (pro Minute)

130 Minuten mit Kehloszillationen mit 2 Lungenatmungen (pro Minute)

74 Minuten mit Kehloszillationen mit 3 Lungenatmungen (pro Minute).

Die Kapillarmaschen verhalten sich wie folgt:

Haut : Mundhöhle : Lunge

100 : 23 : 40.

Rana agilis: Beobachtet wurden 10 000 Oszillationen. Es errechneten sich folgende Durchschnittsdaten:

Kehloszillationen	pro Min.	ohne	Lungenatmung		111
„	„	„ mit	1	„	94
„	„	„ „	2	Lungenatmungen	73
„	„	„ „	3	„	55
„	„	„ „	4	„	44

Das Häufigkeitsverhältnis war 1 : 1,75 : 1,5 : 1,3 : 1,1, d. h. die Lunge wurde, im Vergleich zu Rana esculenta, sehr häufig benutzt.

Dem stehen folgende Kapillarverhältnisse gegenüber:

1 : 0,15 : 0,41.

Rana arvalis: Beobachtet wurden 9000 Oszillationen. Die ermittelten Durchschnittswerte betragen:

Kehloszillationen	pro Min.	ohne	Lungenatmung		106
„	„	„ mit	1	„	75
„	„	„ „	2	Lungenatmungen	56

Das Häufigkeitsverhältnis betrug 1 : 0,58 : 0,50. Hierzu kommt das folgende Kapillarverhältnis:

1 : 0,10 : 0,32.

Bufo bufo (Bufo vulgaris): Es gelangten 17 500 Oszillationen zur Beobachtung mit folgenden Durchschnittswerten:

Kehloszillationen pro Min.	ohne		Lungenatmung		140
„	„	„ mit	1	„	125
„	„	„ „	2	Lungenatmungen	112
„	„	„ „	3	„	100

Sie standen, was die Häufigkeit anbelangt, in dem Verhältnis 1 : 0,7 : 0,33 : 1, d. h. auch hier waren die Lungenatmungen, Rana esculenta gegenüber, recht häufig.

Die Kapillaren verhalten sich wie 1 : 0,15 : 0,30.

Bufo calamita: Es wurden fortlaufend 14 300 Oszillationen beobachtet. Lungenatmungen waren relativ selten.

Kehloszillationen pro Min.	ohne		Lungenatmung		125
„	„	„ mit	1	„	90
„	„	„ „	2	Lungenatmungen	64

An Häufigkeit standen diese Werte im Verhältnis:

1 : 0,4 : 0,28.

Dem stehen folgende Kapillarverhältnisse gegenüber:

1 : 0,13 : 0,27.

Bufo viridis: Zur Verfügung standen 17 800 fortlaufend beobachtete Kehloszillationen. Es ergaben sich folgende Durchschnittswerte:

Kehloszillationen pro Min.	ohne		Lungenatmung		104
„	„	„ mit	1	„	84
„	„	„ „	2	Lungenatmungen	65
„	„	„ „	3	„	46

Am häufigsten waren Kehloszillationen mit 2 Lungenatmungen (pro Min.). Das Häufigkeitsverhältnis betrug:

1 : 0,85 : 1,3 : 0,55.

Hierzu kommt das Kapillarverhältnis:

1 : 0,1 : 0,38.

Rana esculenta:

— = Kehloszillationen ohne Lungenatmung
1 = „ mit 1 „
2 = „ „ 2 Lungenatmungen.

Die Werte beziehen sich auf eine Minute.

—	—	1	1	2
	Lungenatmungen.			
92	90	68	66	49
95	93	67	69	52
90	96	64	71	51
89	89	69	66	47
94	96	67	62	50
98	87	72	68	53
95	94	66	71	49
97	97	69	67	52
104	88	65	69	47
87	93	68	72	51
96	99	74	67	53
91	95	66	69	50
92	94	68	65	52
87	89	69	67	49
96	102	65	68	48
102	93	1019	1017	52
94	103			53
93	95			50
86	94			47
103	99			51
89	86			54
97	96			48
92	92			1108
97	97			
94	95			
93	89			
96	91			
88	96			
89	101			
98	92			
95	95			
2908	2906			

Gemessen wurden 8958 Kehloszillationen in 114 Minuten.

Kehloszillationen	pro Min.	ohne	Lungenatmung		93,6
„	„ „	mit	1	„	67,6
„	„ „	„	2	Lungenatmungen	50,3

Das Verhältnis der Häufigkeit der einzelnen Daten war:

1 : 0,48 : 0,355.

Rana temporaria: Gemessen wurden 16958 Kehloszillationen in 163 Minuten. Das Verhältnis der Häufigkeit der einzelnen Daten war:

1 : 1 : 1,3 : 0,74.

Die erste Zahl gibt die Oszillationen pro Minute ohne Lungenatmung wieder, die zweite Zahl die Oszillationen mit 1 Lungenatmung und entsprechend weiter.

Rana agilis: Gemessen wurden 10156 Oszillationen in 134 Minuten. Das Häufigkeitsverhältnis war:

1,0 : 1,75 : 1,5 : 1,3 : 1,1.

Rana arvalis: Gemessen wurden 8861 Oszillationen, in dem Häufigkeitsverhältnis

1 : 0,58 : 0,50

in einer Zeit von 104 Minuten.

Bufo vulgaris (Bufo bufo):

Kehloszillationen ohne Schluckakt (Lungenatmung pro Min.
1 = „ mit 1 „ „ „ „
2 = „ „ 2 Schluckakten „ „ „
3 = „ „ 3 „ „ „ „

	0	1	2	3
	135	125	112	100
	142	123	114	103
	137	127	109	102
	139	126	110	98
	143	121	115	97
	141	127	114	102
	138	126	109	103
	137	128	113	100
	141	124	116	99
	144	123	112	98
	140	120	112	103
	138	125	113	101
	139	126	110	98
	142	124	111	102
	141	128	109	96
	146	126	114	103
	137	127	115	101
	142	126	109	102
Übertrag:	2522	2252	2017	1808

Übertrag:	2522	2252	2017	1808
	144	121	112	103
	137	124	113	96
	136	126	110	98
	139	128	112	100
	141	125	114	104
	142	123	109	102
	140	122	110	96
	139	128	112	97
	140	127	113	96
	143	124	115	101
	142	126	110	102
	136	125	112	98
	137	121	114	99
	142	122	115	101
	141	128	108	100
	140	127	109	102
	138	127	112	101
	139	124	114	97
	141	126	115	99
	5179	4626	4146	3610

Daraus ergab sich ein Durchschnitt von:

				pro Minute
Kehloszillationen	ohne	Schluckakt	(Lungenatmung)	140
„	mit 1	„	„	125
„	„ 2	Schluckakten	„	112
„	„ 3	„	„	100

Gemessen wurden 17561 Kehloszillationen in 148 Minuten. Das Verhältnis der Häufigkeit der einzelnen Daten (pro Min.) war:

1 : 07 : 0,33 : 1.

Bufo calamita: Gemessen wurden 14286 Kehloszillationen in 134 Minuten. Das Verhältnis der Häufigkeit von Oszillationen ohne und mit Lungenatmungen war:

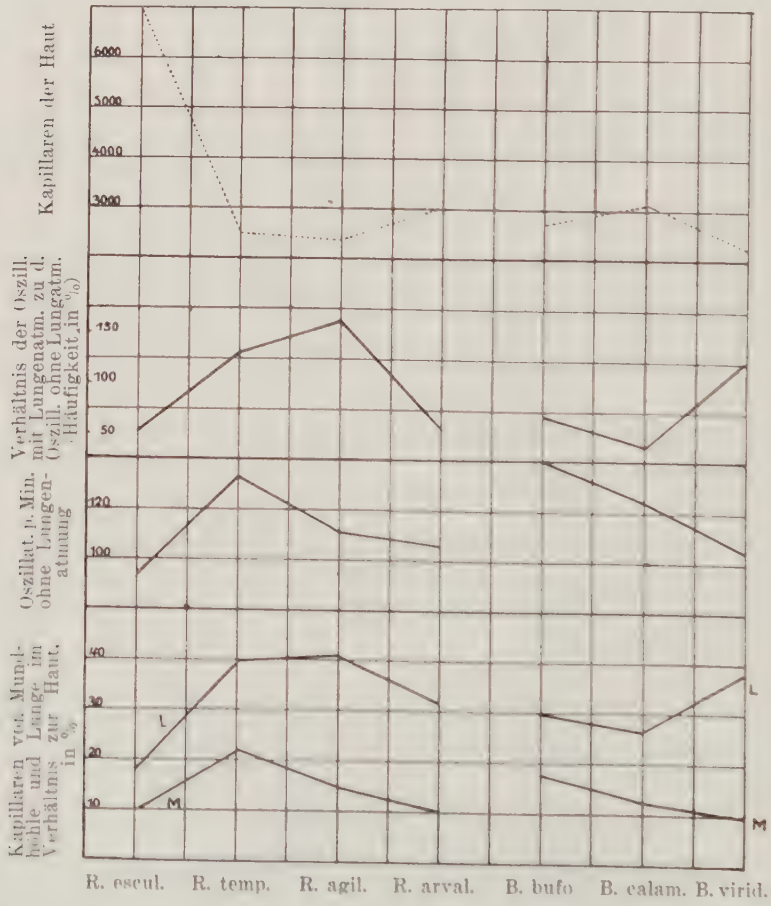
1 : 0,4 : 0,28.

Bufo viridis: Zur Beobachtung gelangten 17841 Kehloszillationen in 232 Minuten. Das Häufigkeitsverhältnis der einzelnen Daten war:

1 : 0,85 : 1,3 : 0,55.

In den folgenden Schaubildern seien gegenübergestellt die Ausbildung der Kapillarnetze von Lunge und Mundhöhle — im Ver-

hältnis zur Haut in Prozenten — und die mehr oder weniger rege respiratorische Tätigkeit von Lunge und Mundhöhle. Für die letztere wurden als Ordinatenwerte aufgetragen einmal das Häufigkeitsverhältnis (Kehloszillationen und Lungenatmung), welches angibt, wie oft die Lunge benutzt wird, das andere Mal die Anzahl der Kehloszillationen pro Minute ohne Lungenatmung, welche die Tätigkeit der Mundhöhle charakterisiert. Als Ergänzung wurden auch die Absolutwerte der Hautkapillaren eingetragen.



C. Schlußbetrachtung.

Vergleicht man die vorstehenden Daten einer jeden Tierart untereinander, so zeigt sich, daß eine gute respiratorische Ausbildung des betreffenden Gewebes mit einer starken Benutzung desselben parallel geht.

Die Lunge und Mundhöhle von Rana esculenta besitzen ein im Vergleich zur Haut schwach ausgebildetes Kapillarnetz. Die Haut übernimmt ja auch in der Tat einen sehr großen Anteil der Respiration.

Bei Rana temporaria ist die Zahl der minütlichen Kehloszillationen stark gestiegen und das Kapillarnetz der Mundhöhle — im Vergleich zu dem der Haut — hat einen hohen Wert erreicht. Die Lungentätigkeit hat zugenommen und gleichfalls das Kapillarnetz der Lunge. In Korrelation dazu steht die Abnahme der Zahl der Hautkapillaren. Anscheinend wird die Haut in respiratorischer Hinsicht also entlastet durch die Möglichkeit der stärkeren Inanspruchnahme von Lunge und Mundhöhle.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Rana agilis, nur daß sich hier die bei Rana temporaria festgestellte Entwicklung noch verstärkt zeigt.

Rana arvalis scheint in respiratorischer Hinsicht zwischen R. esculenta und R. temporaria zu stehen. Die Mundhöhle wird etwas mehr benutzt, ihre Kapillaren sind etwas häufiger als bei R. esculenta. Dasselbe ist bei der Lunge der Fall. Die Zahl der Hautkapillaren ist zwar kleiner als bei R. esculenta, aber doch noch größer als bei R. temporaria.

Bei den Bufoniden liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Zuerst sei Bufo bufo besprochen. Die Zahl der minütlichen Kehloszillationen ist sehr hoch und das Verhältnis der Kapillaren von Haut und Mundhöhle ist ebenfalls recht hoch. Die Lunge wird in der Minute noch nicht einmal benutzt, die Entwicklung ihres Kapillarnetzes ist mäßig. Dasselbe ist von den Hauptkapillaren zu sagen.

Bufo calamita: Die Mundhöhlentätigkeit ist geringer als bei der vorigen Art, das Kapillarnetz ist weiter. Auch die Lungenatmungen haben abgenommen und gleichfalls die Lungenkapillaren. Dagegen zeigt sich ein Anstieg der Hautkapillaren.

Bufo viridis: Die Anzahl der Kehloszillationen sinkt weiterhin und ebenso die prozentuale Kapillarzahl. Die Lunge wird dagegen wesentlich mehr gebraucht und ihre Kapillarzahl ist auch gestiegen. Die Hautkapillaren sind wesentlich geringer als bei den beiden anderen Bufoniden.

Hier seien noch kurz einige Bemerkungen betreffs der Kapillarzahlen eingeschaltet. Es wurden Tiere von verschiedener und nicht bei jeder Art gleichen Herkunft untersucht. Aus den so gewonnenen Zahlenwerten wurden Mittelwerte gebildet und der dabei gemachte mittlere Fehler berechnet, um zu sehen, ob er sich in zulässigen Grenzen hält. Für den Fundort Berlin standen Vertreter aller sieben untersuchten Arten zur Verfügung. Die von diesen ermittelten Werte wurden ebenfalls untereinander verglichen, wobei sich teils geringe Abweichungen zeigten, teils überhaupt keine. Die Tendenz ist in jedem Falle die gleiche wie bei den auf die erste Art ermittelten Werten.

Nun sei kurz auf einige anatomische Eigenheiten eingegangen. Die Zahl der Kehloszillationen pro Minute hat bei Rana temporaria einen höheren Wert, als die Ausbildung der Mundhöhlenkapillaren vermuten läßt. Gleichzeitig wurde festgestellt, daß der Zungenbeinkörper (corpus cart. hyoid.), welcher dem Mundhöhlenboden einen festen Halt gibt, nur halb so groß an Fläche ist als bei Rana esculenta. Dadurch ist sicher die Wirkung der Kehloszillationen etwas geschwächt. Es wäre denkbar, daß die hohe Oszillationszahl diese Schwächung wieder ausgleicht. Bei Rana agilis wird die Lunge sehr viel benutzt, mehr als das Verhältnis von Haut- und Lungenkapillaren erwarten läßt. Nun ist hier der Verschluß der Choanen durch die Processus ant. hyoid. schlecht, das bedeutet nach Gaupp eine Herabsetzung der Wirksamkeit der Mundhöhle. Vielleicht steht damit die häufige Lungenbenutzung in gewissem Zusammenhang.

Bei Bufo bufo scheint der Fall ähnlich zu liegen wie bei Rana temporaria. Das Corpus cart. hyoid. ist nur klein, d. h. der feste Teil des Pumpenmechanismus der Mundhöhle. Außerdem ist eine kaudalwärts gerichtete Verlagerung des Musculus petrohyoid. III. festzustellen. Die Zahl der minütlichen Kehloszillationen ist sehr hoch. Möglicherweise wirken diese beiden letzten Tatsachen einer Verminderung der respiratorischen Leistungsfähigkeit der Mundhöhle entgegen.

Interessant ist auch die Betrachtung der biologischen Seite der geschilderten Befunde. Bei der Hautatmung ist es dringendes Erfordernis, daß die Haut feucht gehalten wird. Anuren, welche in feuchter Umgebung leben, können die respiratorischen Möglichkeiten der Haut stärker in den Dienst des Gasstoffwechsels stellen als Tiere aus weniger feuchtem Biotop.

Rana esculenta ist ein Tier, welches sich sehr viel im Wasser aufhält. Das Kapillarnetz der Haut ist sehr stark entwickelt und übernimmt den größten Anteil an der Atmung.

Rana arvalis hat einen ähnlichen, wenn auch nicht ganz so feuchten Biotop. Das Kapillarnetz der Haut ist zwar geringer als bei R. esculenta, aber doch noch stärker als bei R. temporaria und agilis.

Tiere, die weniger feuchtigkeitsliebend sind, müssen den größten Teil der Atmung im Körperinnern betätigen. Dort ist eine Austrocknung des Respirationsgewebes nicht möglich. Man kann also eine Bevorzugung der Mundhöhle und der Lunge erwarten.

Bei Rana temporaria ist die Mundhöhle — was die vier untersuchten Anuren anbetrifft — mit dem dichtesten Kapillarnetz versehen und dasselbe ist auch am meisten für die Atmung tätig.

Rana agilis zeigt dagegen eine deutliche Bevorzugung der Lungentätigkeit.

Ähnliches findet sich auch bei den Bufoniden. Wenn auch die Tiere keinen so feuchten Biotop haben, so gestattet doch ihr Dämmerungs- und Nachtleben, welches sie keiner Sonnenbestrahlung aussetzt und ihnen oft durch Tau und ähnliche Erscheinungen eine relativ hohe Luftfeuchtigkeit sichert, eine nicht unerhebliche

respiratorische Benutzung der Haut. Dies kömmt auch in der Ausbildung des Kapillarnetzes der Haut zum Ausdruck.

Zum Schluß sei noch auf eine kleine Unregelmäßigkeit der Lungenausbildung aufmerksam gemacht. Der linke Lungenflügel der untersuchten Anuren zeigte fast stets ein etwas stärker ausgebildetes Kapillarnetz als der rechte. Dieses würde mit anderen Erscheinungen des Rechts-Links-Problems konform gehen. Der Unterschied beträgt etwa 5%.

Schrifttum.

1. Ahl, E.: Neuere Erkenntnisse über die systematische Einteilung der Amphibien. Sitz. d. Ges. Nat. Frd. 1930.
2. Amstel, I. van, u. Iterson, G. van: Over het temperaturoptimum van physiologische processen. Versl. wis-en natur k. afd. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. 19/1910.
3. Aubert, H.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureabgabe und Lebenstätigkeit der Frösche in sauerstoffloser Luft. Pflüg. Arch. Bd. 26, 1881.
4. Arnold, J.: Zur Histologie der Lunge. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 28, 1863.
5. Babàk, E.: Über die funktionelle Anpassung der äußeren Kiemen bei Sauerstoffmangel. Ztbl. f. Physiol. Bd. 21, 1907.
6. — Über die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit. Biol. Ztbl. Bd. 30, 1910.
7. — Über den Nachweis einer wahren Sauerstoffmangel-Dyspnoe beim Frosche. Folia Neurobiol. 1911.
8. — Über die Temperaturempfindlichkeit der Amphibien. Ztschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47, 1912.
9. — Neue Untersuchungen über die Atembewegungen der Urodelen, mit besonderer Berücksichtigung der Salamandriden. Pflüg. Arch. Bd. 153, 1913.
10. — Über die Kehl- und Lungenatembewegungen der Amphibien und ihre Regulation. Pflüg. Arch. Bd. 154, 1913.
11. — Zur Atemzentrentätigkeit der Amphibien. Folia Neurobiol. Bd. 7, 1913.
12. — Mechanik und Innervation der Atmung. Handb. d. vergl. Physiol., Jena, 1921.
13. — u. Kühnovà, M.: Über den Atemrhythmus und die Ontogonie der Atembewegungen bei Urodelen. Pflüg. Arch. Bd. 130, 1909.
14. Baglioni, S.: Der Atemmechanismus des Frosches. Auch. f. Physiol. Suppl. Bd. 1900.
15. Bastert, Chr.: Über die Regulierung des Sauerstoffverbrauches aus der Lunge der Frösche im Hinblick auf ihr Tauchvermögen. Inaug.-Diss. Amsterdam, 1929.
16. Bataillon, E.: Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des anoures amphibiens. Ann. de l'univ. de Lyon, T. II, 1891.
17. Bavay, A.: Note sur l'hylodes martinicensis et ses métamorphoses. Compt rend. Acad. Sc., T. 76, 1873.
18. Berg, W.: Untersuchungen über die Hautatmungen des Frosches. Inaug.-Diss. Dorpart 1868.
19. Bert, P.: Des mouvements respiratoires chez les batraciens et les reptiles. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. 6, 1869.
20. Berti A., et Marzenim, M.: Sulla meccanica respiratoria et Sulla eliminazione die CO_2 nelle rane vagotomizzate sotto l'origine del laringeo superiore. Arch. di Fisiol. Vol. 8, 1910.
21. Bohr, Chr.: Über die Haut- und Lungenatmung der Frösche. Skand. Arch. f. Physiol. 15, 328, 1904.

22. Bethge, E.: Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculosa. Triton taeniatus und Spelerpes fuscus, mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. Ztschr. f. wiss. Zoologie Bd. 63, 1898.
23. Brémont: Expériences sur la réspiration. Hist. de Acad. Roy. des Sc. 1739.
24. Brunner, H. L.: Ein neuer Muskelapparat zum Schließen und Öffnen der Nasenlöcher bei Salamandriden. Anat. Anz. Bd. 12, 1896.
25. — Description of new facial muscles in Anura with new observations of the nasal muscles of Salamandridae. Anat. Anz. Bd. 15, 1899.
26. Camerano, L.: Ricerche intorno alla vita branchiale degli anfibi. Zoolog. Anz. Bd. 6, 1883.
27. – Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, Vol. 9, 1894.
28. — Recherches anatomo-physiologiques sur les Salamandrides normalement privées de poumons. Arch. Ital. de Biol., 1894.
29. — Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli anfibi urodeli. Anat. Anz. Bd. 12, 1896.
30. Couvreur, E.: Sur la respiration pulmonale et coutanée chez la grenouille.
31. Dolk u. Posthma: Über die Haut- und Lungenatmung von Rana temporaria. Ztschr. f. vergl. Physiol. 5, 417, 1927.
32. Ducleaux: Traite de microbiologie. T. II. 1899.
33. Edwards: Ref. über die Asphyxie der Batrachier. Anales de Chim. et Phys. T. 5, 1817.
34. Fischer, J. G.: Anatomische Abhandlung über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.
35. Gaupp, E.: Anatomie des Frosches 3.: Mechanismus der Atmung. Braunschweig 1904.
36. Göppert, E.: Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. I. Morph. Jahrb. Bd. 26, 1898.
37. Graham Brown, T.: Die Atembewegungen des Frosches und ihre Beeinflussung durch die nervösen Zentren und durch Labyrinth. Pflüg. Arch. Bd. 130, 1909.
38. Heinemann, C.: Über den Respirationsmechanismus bei Rana esculenta und die Störung desselben nach Durchschneidung der Nn. vagi. Arch. f. path. Anat. u. Physiol. Bd. 21, 1861.
39. — Über nicht der Lungenrespiration dienende, „sogenannte oszillatorische" Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Pflüg. Arch. Bd. 34, 1884.
40. Hoeßlin, H. von: Über die Ursache der scheinbaren Abhängigkeit des Umsatzes von der Größe der Körperoberfläche. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1888.
41. Holl, M.: Zur Anatomie der Mundhohle von Rana temporaria. Sitz. Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-nat.-wiss. Klasse, Bd. 95, 1887.
42. Klug, F.: Über die Hautatmung des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1884.
43. Königstein, H.: Die Funktion der Muskulatur in der Amphibienlunge. Pflüg. Arch. Bd. 95, 1903.
44. Krogh, A.: On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. Skand. Arch. f. Physiol. 15, 328, 1904.
45. Krogh, H.: Ein Mikrorespirationsapparat und einige damit ausgeführte Versuche über die Temperaturstoffwechselkurve von Insektenpuppen. Biochem. Ztschr. 62, 1914.

46. Küttner: Studien über das Lungenepithel. Virch.-Arch. Bd. 66, 1876.
47. Hermann, L.: Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlarven im galvanischen Strome. Pflüg. Arch. Bd. 39, 1886.
48. Blainville: Lettre de M. Ch. de Schreiber à M. Duméril sur le Protée, et observations de M. Blainville à ce sujet. Isis 1820.
49. Langendorff, O.: Die Exspirationsbewegungen der Frösche. Arch. f. Physiol., 1888.
50. — Die Ausatmungsbewegungen der Frösche. Arch. f. Physiol., 1891.
51. Leydig, F.: Kleine Mitteilungen zur tier. Gewebelehre. Arch. f. Anat., 1854.
52. Maurer, F.: Die Epidermis. Leipzig, 1895.
53. — Die Kiemen und ihre Gefäße bei Anuren und urodelen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 14, 1888.
54. — Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrb. Bd. 25, 1898.
55. Mayer, S.: Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbesondere bei Amphibienlarven. Anat. Anz. Bd. 14, 1898.
56. Mochi, A.: Sulla respirazione della rana con speziale riguardo della sua innervazione zentrale. Siena 1908.
57. — Die plethysmographische Registrierung der Atmung des Frosches. Ztschr. f. Biol. Techn. u. Method. Bd. 2, 1911.
58. Moleschott: Über den Einfluß der Wärme auf die Kohlensäureausscheidung der Frösche. Untersuchung zur Naturlehre II., 1857.
59. Muftic, E.: Die Lungengeneration bei Salamandra masculosa und einigen anderen Amphibien. Arch. f. Entw. mechan. Bd. 25, 1908.
60. Newport: Onthe respiration of the insects. Pilos. Transact. 126, 1836.
61. Nierstraß u. Hirsch: Anleitung zu zool.-morpholog. Übg. Bd. II, Jena 1930.
62. Nikolaides, R.: Die Atembewegungen der Amphibien und ihre Registrierung. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22, 1908.
63. Powers, J. H.: Morphological variation and its causes in Amblystoma tigrinum. Univ. Stud. Nebras. Linc. Vol. 7, 1908.
64. Regnault, V., u. Reißet, J.: Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses Classes. Annal. de Phys. et Chim. (3) 26, 473, 1849.
65. Rosenthal, G.: Studien über Atembewegungen. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med., 1864
66. Schmidt, W.: Beiträge zur vergl. Untersuchung der heimischen Schwanzlurche. Zool. Jahrb. Bd. 59, Abt. f. Anat.
67. Schönichen, W.: Die Brutpflege bei den Amphibien u. besonders bei dem japanischen Riesensalamander (Megalobatrachus maximus), Prometheus Bd. 14, 1905.
68. Schulz, H.: Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei den Amphibien. Pflüg. Arch. 14, 1877.
69. Schultze, F. E.: Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven; II., Mitteil. Skelett, Muskulatur, Blutgefäße, Filtrationsapparat, respirat. Anhänge und Atembewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abhdl. d. K. Akad. d. Wiss., Berlin 1892.
70. Sorg: Disquisitio physiologica circa respirationem insectorum et vermium. Rudolstadt 1805.
71. Spallanzani, L.: Mémoires sur la respiration, traduite en français d'après son manuscrit par J. Sennebier. Genève 1803.
72. Treviranus, L. Ch.: Versuche über das Atemholen der niederen Tiere. Ztschr. f. Physiol. von Tiedemann u. Treviranus 4, 1832.

73. Vernon: The relation ost the rspiratority exchange of coldbloody animals to temperature. Journ. f. Physiol. 2, 1897.
74. Vauquelin, L. N.: Annales de chimie. 12, 1792.
75. Kanitz, A.: Temperatur und Lebensbedingungen. 1915.
76. Wedenskij, N.: Über die Atmung des Frosches. Pflüg. Arch. Bd. 25, 1881.
77. Wiedersheim, R.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909.
78. Winterstein, H.: Handbuch der vergleich. Physiologie. Jena 1921.
79. Düringen: Deutschlands Amphibien und Reptilien.
80. Zepp: Beiträge zu vergleichenden Untersuchungen der heimischen Froscharten. Ztschr. f. Anat. u. Entwickl. Bd. 69.
81. Jäger, A.: Eine Methode zur Beobachtung des Blutkreislaufes in der Froschlunge. Pflüg. Arch. 235, 723, 1935.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit gab Herr Prof. Dr. Zimmer (Berlin), dem ich hierfür sowie für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Museum der Universität Berlin zu Dank verpflichtet bin. Herrn Prof. Dr. Frhr. von Buddenbrock (Halle), der mir die Fortsetzung der Arbeit im Zoologischen Institut der Universität Halle ermöglichte, möchte ich hier aufrichtig danken. Ferner bin ich den Herren Dr. Ahl (Berlin), Dr. Hecht (Berlin), Dir. A. Bogen (Magdeburg) und Dr. W. Wolterstorff (Magdeburg) für freundliche Überlassung von Spiritusmaterial zu Dank verpflichtet.

Lebenslauf.

Ich, Helmut Wilhelm Heinrich Rehberg, wurde am 8. Mai 1908 als Sohn des Kaufmanns Max Rehberg und seiner Ehefrau Margarete geb. Ludewig zu Magdeburg geboren. Die Reifeprüfung absolvierte ich an der Bismarckschule (Reform-Real-Gymnasium) zu Magdeburg. An der Technischen Hochschule Berlin studierte ich Physik und Chemie, an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin Zoologie. 1936 war ich an der Martin Luther-Universität zu Halle immatrikuliert. Ich hörte bei folgenden Herren Professoren: Westphal, v. Laue, Stavenhagen, Wedding, Orlich, Reichenbach, Köhler, Hesse, Zimmer, Markus, Herter, Hämerling, v. Buddenbrock, Ludwig, Scholder und Stammler.